SHOUT
SHARE
IT

ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTACHTZEHNTER BAND
MIT 175 FIGUREN IM TEXT UND 13 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1921

K752(4)

Inhalt des hundertachtzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 31. Oktober 1919

Seite

Lucie Jeziorski, Der Thorax von Dixippus morosus (Carausius). (Nebst einigen Angaben über Wachstum und Wachstumskorrelationen.) Zweiter Teil. Über das Wachstum und Wachstumskorrelationen bei Dixippus morosus. (Ein Beitrag zur Entwicklung des Insektenkörpers.) Mit 12 Tabellen 1

Helene Kunze, Zur Topographie und Histologie des Centralnervensystems von Helix pomatia L. Mit 53 Figuren im Text und Tafel I 25

Zweites Heft

Ausgegeben den 19. Dezember 1919

Helene Müller, Die dorsale Stammuskulatur des Frosches während der Metamorphose. Mit 2 Figuren im Text und Tafel II—IV 205

Hermann Baumann, Das Gefäßsystem von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.) Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Mit 35 Figuren im Text 246

Josef Spek, Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung und Entwicklung der Radula der Gastropoden. Mit Tafel V u. VI . 313

Drittes Heft

Ausgegeben den 9. Juli 1920

Karl W. Verhoeff, Über die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entstehung der Landtiere. (Über Isopoden. 21. Aufsatz.) Mit 1 Figur im Text und Tafel VII und VIII 365

G. Jaffé, Die Pericardialdrüse von Anodonta cellensis (Schröt). Mit 28 Figuren im Text 448

Anna Krekel, Die Leuchtorgane von Chaetopterus variopedatus Clap. Mit Tafel IX—XI 480

Viertes Heft

Ausgegeben den 4. März 1921

Hch. Stauffacher, Zur Kenntnis des Erregers der Maul- und Klauenseuche. Mit 46 Figuren im Text und Tafel XII u. XIII 511

H. Baumann, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden (Macrobiotus Hufelandii). Mit 10 Figuren im Text 637

16655

Der Thorax von Dixippus morosus (Carausius).

(Nebst einigen Angaben über Wachstum und Wachstumskorrelationen.)

Von

Lucie Jeziorski.

(Aus dem Zoologischen Institut in Göttingen.)

Zweiter Teil.

Über das Wachstum und Wachstumskorrelationen bei Dixippus morosus.

(Ein Beitrag zur Entwicklung des Insektenkörpers.)

Mit 12 Tabellen.

1. Einführung in das Thema.

Die zahlreichen und verschiedenartigen Probleme des Wachstums der tierischen Organismen haben Veranlassung zu ebenso zahlreichen und verschiedenartigen wissenschaftlichen Untersuchungen gegeben, über die HIRSCHLER in seiner Arbeit: »Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomien quantitativ zu bestimmen« (Biologisches Zentralblatt, November 1914) einleitend eine kurze Übersicht gibt, die zusammenfassend die Resultate dieses weiten Forschungsgebietes charakterisiert als solche, die Aufklärung geben: 1. über das Tempo des Wachstums der Organismen, 2. über das Verhalten der morphologischen oder chemisch-physikalischen Körperkomponenten (beides durch Messungsmethoden), 3. über Wachstumskorrelationen (Experiment). Der Autor beantwortet in seinem Aufsatz nach Experimenten an der Larve von *Dixippus morosus* die Frage: »Wird das Wachstum, das in der Richtung eines gewissen Körperdiameters verläuft, von dem Wachstum, welches in der Richtung eines andern Körperdiameters stattfindet, korrelativ bedingt oder ist es autonom? oder ist es vielleicht teilweise abhängig und teilweise autonom? »dahin, daß das Längenwachstum des Tieres teils selbständig verläuft, teils abhängig vom Dickenwachstum ist. Die Autonomie steht zur Korrelation in dem Größenverhältnis von 2 : 1. Auch das Wachstum der verschiedenen Körperteile eines tierischen Organismus ist teilweise abhängig und teilweise autonom DAFFNER sagt vom Wachstum des Menschen: »Trotz der Selbständigkeit der Teile geht das Wachstum in steter gegenseitiger Abhängigkeit vor sich.«

Als im Herbst 1914 das Resultat über eine Korrelation zwischen den beiden morphologischen Körperkomponenten Länge und Dicke bei *Dixippus morosus* publiziert wurde, hatte ich gerade begonnen, durch umfangreiche Messungen bei demselben Tiere die normalen Dimensionsverhältnisse des ganzen Körpers und seiner einzelnen Teile festzulegen auf jedem Stadium seiner Entwicklung. Meine Messungen erstreckten sich hauptsächlich auf die Längenausdehnungen. Sie geben somit zunächst einen Einblick in das Längenwachstum des Tieres, seine Längenwachstumsgeschwindigkeit, dann weiterhin aber auch in die Größen(Volumen)zunahme und die Größen(Volumen)wachstumsgeschwindigkeit; denn »bei langgestreckten Wurzeln, Heuschrecken oder Menschen ist die Längenwachstumsgeschwindigkeit gleich Größenwachstumsgeschwindigkeit; wenn das Wachstum in einer bestimmten Richtung (Länge) vorwiegend stattfindet, werden wir unter Vernachlässigung der andern Dimensionen (Breite, Dicke) eine Proportionalität zwischen einer Längenwachstumsgeschwindigkeit und der Summe der Zuwachse in der Zeiteinheit, der Größenwachstumsgeschwindigkeit erhalten« (PRZIBRAM 1908). Das Wachstum bei *Dixippus* aber ist ein ausgesprochenes Längenwachstum.

Die einzelnen Körperteile von *Dixippus* zeigen eine große Übereinstimmung in der Längenzunahme auf den verschiedenen Stadien; die dadurch gewahrte Proportionalität deutet auf Korrelationen hin, die zwischen den einzelnen Körperteilen bestehen. Das Vorhandensein von Korrelationen hat HIRSCHLER nachgewiesen, indem er durch einen Seidenfaden um den Metathorax das Dickenwachstum des Tieres verhinderte und konstatieren konnte, daß infolgedessen auch das Längenwachstum zurückblieb. Ich suchte das Bestehen von Wachstumskorrelationen zu beweisen, indem ich durch Amputation von Gliedmaßen in den Organismus eingriff und deren Einfluß auf das Wachstum des Tieres prüfte. Im folgenden ist die Rede 1. von dem normalen Wachstum von *Dixippus morosus*, 2. von den korrelativen Folgen der Beinamputation auf dasselbe.

2. Untersuchungsmethode der normal wachsenden Tiere.

Es ist nicht nötig, eine umfassende Biologie der Tiere vorauszuschicken, über die in der Literatur schon vieles geschrieben worden ist (MEISSNER 1909 u. a.). Zunächst wurde eine größere Anzahl von Tieren am Tage des Ausschlüpfens aus dem Ei gemessen. Zu dem Zwecke brachte ich sie unter eine Lupe, maß die Längen- und teilweise auch die Breitendimensionen der einzelnen Körperteile, die scharf gegeneinander abgegrenzt sind, zwischen den nadelscharfen Spitzen eines Meßzirkels, fixierte ihn und stellte die Maße auf einem Maßstab, der zehntel Millimeter abzulesen gestattete, ebenfalls unter einer Lupe fest. Jede Messung wurde mindestens zweimal vorgenommen, um Fehler auf ein möglichstes Minimum zu reduzieren. Vielfach gelang es, die Tiere zu veranlassen, sich »tot zu stellen«, d. h. in einem kataleptischen Zustand zu verharren, bis die Messungen beendigt waren, was die Arbeit bedeutend erleichterte.

Die gemessenen Tiere wurden in großen Gläsern gezogen und mit Rosenzweigen, die in mit Wasser gefüllten Fläschchen standen, und mit Wasser besprengt wurden, gefüttert. Leider mußte mit dem Futter gewechselt werden, weil ich zeitweilig keine Rosenblätter erhalten konnte. Die Tiere bekamen Tradescantia und Epheu. Nach jeder Häutung wurden die Tiere, deren Zahl 20—25 betrug, in der obenbeschriebenen Weise gemessen. *Dixippus morosus* hat sieben nachembryonale Stadien, bestimmt durch sechs Häutungen, nachdem es die Eischale verlassen hat (Meissner 1909 u. a.). Die Häutungszahl ist immer die gleiche, weder abhängig von der Temperatur, noch von Regenerationsprozessen. Bei *Sphodromantis bioculata* finden sich bei höherer Temperatur und bei Regenerationsprozessen mehr Häutungen vor als unter normalen Verhältnissen (Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen, III. Temperatur und Vererbungsversuche, Przibram 1909).

Ein frisch gehäutetes Tier ist leicht zu erkennen. Es hat einen auffallenden Größenzuwachs erfahren. Das ruckweise Wachsen des Tieres nach Sprengung der alten Haut ist mit bloßem Auge auf den ersten Blick zu erkennen. Dies ist bei Tieren mit Häutungen eine ziemlich allgemein verbreitete Erscheinung, da sich der Körper ja unter der starren Cuticula nicht ausdehnen kann und dazu die Zeit von der Sprengung der alten Haut bis zur Erhärtung der neuen Haut benutzen muß. Przibram (1908) gibt an, daß durch »periodischen Abwurf der beengenden Haut treppenförmige Kurven für die Wachstumsgeschwindigkeit zustande kommen, z. B. bei Gottesanbeterinnen«. Vosseler (1903—04) konstatiert von den Wanderheuschrecken in Usambara einen Unterschied in dem stetig fortschreitenden Wachstum des Körpers und dem ruckweisen der Gliedmaßen und stellt ausdrücklich fest, daß der Körper nach jedem Hautwechsel genau soviel mißt wie vorher.

Ferner ist das frisch gehäutete Tier mager, heller gefärbt und sitzt meist unbeweglich neben seiner Exuvie, wenn diese nicht, was sehr häufig, in den jüngeren Stadien meistens vorkommt, verspeist worden ist. Meissner gibt dagegen an, daß in seiner Zucht die Tiere die Exuvien niemals verzehrten. Leider schienen gerade die zu messenden frisch gehäuteten Tiere besonders empfindlich zu sein infolge der noch weichen Cuticula und ergriffen bei Berührungen mit dem Meßzirkel sehr leicht die Flucht. Eine Betäubung mit Äther war nicht ratsam, da sie einen sichtlich nachteiligen Einfluß auf das Wachstum des Tieres ausübt.

Die Intervalle zwischen den einzelnen Häutungen betrugen durchschnittlich 20—30 Tage. Diese Zahl schwankt bei den einzelnen Tieren außerordentlich. Es kommt vor, daß von gleichaltrigen Tieren das eine beispielsweise die fünfte Häutung durchmacht, während ein andres die sechste Häutung absolviert. Die Häutungsintervalle meiner Tiere stimmen mit denen, die Meissner angibt, nicht überein. Seine Tiere häuteten sich durchschnittlich in Intervallen von 11—15 Tagen mit Ausnahme der ersten Häutung, die nach der doppelten Zeitdauer eintrat. Einen derartigen Unterschied in der Zeitdauer bis zur ersten Häutung und den Intervallen der folgenden Häutungen habe ich bei normalen Tieren nicht gefunden. Die Ursache dieser Erscheinung bei der Zucht von Meissner ist die Folge der Reise, die die Tiere nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei gemacht haben. So sind die Häutungsintervalle von allen möglichen inneren und äußeren Einflüssen abhängig. Ebenso wie ich leider gezwungen war, das Futter zu wechseln, so ist es auch nicht möglich gewesen, eine von Experimentalzoologen (Przibram) für derartige Untersuchungen dringend geforderte konstante Temperatur für die Tiere zu haben. Sie standen in einem Arbeitszimmer im Institut in der Zeit von Oktober bis April, tagsüber in normaler Zimmertemperatur. Nachts sank diese beträchtlich, weil die Heizung abgestellt wurde. Es kamen auch Tage vor, an denen das Zimmer nicht geheizt war. Aus diesen Unregelmäßigkeiten in der Temperatur sind vor allem die ungleichen Häutungsintervalle zu erklären. Niedrige Temperatur ist ein sehr retardierendes Moment. »Die durchschnittliche Dauer eines Häutungsintervalles . . . wächst mit sinkender Temperatur« (Przibram 1909). Daß Licht und Wärme einen fördernden Einfluß auf Entwicklung und Wachstum ausüben, ist eine allgemein bekannte Tatsache. Marie Daiber (1905) sagt von *Bacillus rossii*, einer nahverwandten europäischen Art, daß die individuelle Entwiklung unter äußerlich gleichen Bedingungen sogar äußerst variabel sein kann.

Die Zeiträume der Häutungen bei *Bacillus rossii*, von Godelmann auf 10—14 Tage angegeben, schwanken nach Marie Daiber zwischen 90, 20, 51 und 23 Tagen infolge der verschiedenen Einflüsse wie Jahreszeit, Temperatur und Nahrung. Dei *Dixippus* differierte die Lebensdauer bis zur ersten Häutung zwischen 23—30, bis zur zweiten zwischen 46 und 53, bis zur dritten zwischen 79 und 106, bis zur vierten zwischen 101 und 124, bis zur fünften zwischen 122 und 152, bis zur sechsten zwischen 132 und 180 Tagen. Wegen dieser, besonders in den höheren Stadien enormen Unregelmäßigkeiten der Entwicklungszeiten werde ich »die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge« (Ostwald) nur für die Stadien, nicht aber für die Zeitdauer in Tagen ausgedrückt berücksichtigen können.

3. Ergebnisse der Messungen bei normalen Tieren.

Tabelle I veranschaulicht übersichtlich die durchschnittliche Gesamtlänge von *Dixippus morosus*, sowie weiterhin die durchschnittliche Länge der einzelnen Körperteile, Kopf, Thorax: Pro-, Meso-, Metathorax; Abdomen und der drei Beinpaare auf den verschiedenen Stadien[1]. Neben der Rubrik, welche die Länge des Körpers oder eines Körperteils angibt, enthält eine zweite den absoluten, sowie den relativen Längenzuwachs von einem Stadium zum andern, letzteren in kursiv gedruckten Ziffern. Der absolute Längenzuwachs wurde durch Subtraktion der Länge des einen Stadiums von der Länge des vorhergehenden gewonnen. Der relative Längenzuwachs ist der Quotient aus der Maßzahl eines höheren Stadiums dividiert durch die Maßzahl des vorhergehenden niederen. Die absolute Zunahme der Gesamtlänge steigt vom zweiten Stadium an kontinuierlich bis zur letzten Häutung. Nach der ersten Häutung ist die Abweichung groß (9,8 mm gegen 5, 7 nach der zweiten Häutung), wie denn auch weiter aus der Tabelle ersichtlich ist, daß das zweite Stadium sich den für die folgenden abzuleitenden Regeln nicht immer fügt.

Die absolute Längenzunahme des Kopfes ist auf den ersten drei Stadien gleich, steigt dann gleichmäßig bis zum letzten. Durch die gleichbleibende Längenzunahme auf den ersten Stadien wird die bedeutende, der Länge der übrigen Körperteile nicht proportionale Länge des Kopfes einigermaßen ausgeglichen.

Sämtliche andern gemessenen Körperteile zeigen vom ersten Sta-

---

[1] Mit dem Metathorax ist das erste Abdominalsegment, das Segmentum medianum, zusammengemessen. Die Länge des Abdomens umfaßt nur die Abdominalsegmente vom zweiten Segment an.

Tabelle I. Durchschnittliche Länge und Längenzunahme von Dixippus morosus.

Stadium	Gesamtlänge	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des Kopfes	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des Prothorax	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des Mesothorax	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des Metathorax	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des Thorax	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des Abdomens	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des I. Beinpaares	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des II. Beinpaares	Absolute und relative Längenzunahme	Länge des III. Beinpaares	Absolute und relative Längenzunahme
I	13,3		1,5		0,95		3,32		2,2		6,57		5,18		7,64		6,30		7,11	
		9,8		0,4		0,25		1,53		1,21		2,89		6,02		3,22		2,37		2,89
		1,74		*1,27*		*1,26*		*1,46*		*1,44*		*1,44*		*2,14*		*1,42*		*1,38*		*1,4*
II	23,1		1,9		1,2		4,85		3,41		9,46		11,2		10,86		8,67		10,—	
		5,7		0,4		0,35		1,85		1,38		3,58		3,34		4,07		2,80		3,86
		1,28		*1,21*		*1,29*		*1,38*		*1,4*		*1,4*		*1,29*		*1,38*		*1,32*		*1,38*
III	29,8		2,3		1,55		6,7		4,79		13,04		14,54		14,93		11,47		13,86	
		8,5		0,4		0,35		1,79		1,28		3,42		3,96		4,16		3,33		3,88
		1,28		*1,18*		*1,23*		*1,27*		*1,26*		*1,26*		*1,27*		*1,27*		*1,29*		*1,28*
IV	38,3		2,7		1,9		8,49		6,07		16,46		18,5		19,09		14,80		17,74	
		10,9		0,7		0,49		2,62		1,91		5,02		5,91		4,60		5,10		5,95
		1,28		*1,26*		*1,25*		*1,3*		*1,31*		*1,3*		*1,32*		*1,34*		*1,35*		*1,34*
V	49,2		3,4		2,39		11,11		7,98		21,48		24,41		25,69		19,9		23,69	
		13,6		0,9		0,66		3,01		2,02		5,69		7,03		6,20		5,07		5,68
		1,25		*1,26*		*1,26*		*1,27*		*1,26*		*1,26*		*1,28*		*1,24*		*1,25*		*1,28*
VI	62,8		4,3		3,05		14,12		10,—		27,17		31,44		31,89		24,97		29,37	
		14,1		1,1		0,82		3,50		2,29		6,61		7,38		8,14		5,77		7,41
		1,26		*1,26*		*1,26*		*1,25*		*1,23*		*1,25*		*1,23*		*1,25*		*1,23*		*1,25*
VII	76,9		5,4		3,87		17,62		12,29		33,78		38,82		40,03		30,74		36,78	

dium hinauf bis zum letzten eine steigende absolute Größenzunahme im Gegensatz zu der ägyptischen Gottesanbeterin, wo sie bis zur sechsten Häutung steigt, dann mit geringen Schwankungen stehen bleibt und schließlich wieder abnimmt bis zur letzten (neunten bzw. zehnten Häutung) **Przibram** und **Megusar** (1912). Abweichend von dieser Regel ist der Längenzuwachs des Abdomens auf dem zweiten Stadium. Er beträgt fast das Doppelte von dem des folgenden. Ausnahmen, wie das gelegentliche Gleichbleiben des Längenzuwachses auf zwei aufeinander folgenden Stadien kommen, abgesehen vom Wachstum des Kopfes, in allen Thoracalsegmenten und beim ersten und dritten Beinpaar auf dem dritten und vierten Stadium vor, scheinen also für diese Stadien typisch zu sein. Meistens stimmen hier die Maßzahlen genau bis auf die Zehntelmillimeter überein. Eine ganz geringfügige Differenz, die nur einmal 0,16 mm erreicht, ist sehr leicht durch Meß- oder Rechenfehler, wie sie gar nicht zu vermeiden sind, entstanden zu denken. Beim Abdomen trifft dies nicht zu, trotzdem es auf dem zweiten Stadium einen abnormen Längenzuwachs zeigt und gerade dann ein Stehenbleiben eher zu erwarten wäre. (**Przibram** und **Megusar** 1912): »Bei der ägyptischen Gottesanbeterin tritt an Stelle einer Verdoppelung des Gewichtes von einer Häutung zur andern eine Vervierfachung, welche dann meist von einem Stillstand während der nächsten Häutungsperiode gefolgt ist.« Das zweite Beinpaar hat auf dem 5. und 6. Stadium gleichen Längenzuwachs. Beim dritten Beinpaar bleibt er auf dem 6. Stadium gegen das fünfte ein wenig zurück.

Die kursiv gedruckten Ziffern bezeichnen die relativen Größenzunahmen; abnorm sind diese für das Abdomen und dadurch hauptsächlich für den ganzen Körper auf dem 2. Stadium. Sämtliche andern Ziffern sind der für die Entwicklungsmechanik bedeutsamen Kubikwurzel aus 2 = 1,26 (**Przibram**, **Megusar**, **Sztern**) mehr oder weniger benachbart, die meisten fast unmittelbar. Einige zeigen mäßige Abweichungen nach oben (im Thorax und seinen Gliedmaßen auf dem 2. und 3. Stadium).

Auch für *Dixippus* bestätigt sich die Tatsache, daß die Längenzunahme, sowohl der Gesamtkörperlänge, als auch seiner einzelnen Teile durchschnittlich in der Kubikwurzel aus 2 = 1,26 erfolgt.

Dies ist von **Przibram-Megusar** für den Prothorax von *Sphodromantis bioculata*, von **Sztern** für Mesothorax und Mesothoraxganglion und für die Zunahme des größten Durchmessers der Augenfacetten des Tieres nachgewiesen.

Wegen des gleichförmigen Wachstums von *Dixippus morosus*, das vom Verlassen des Eies an ein ebenmäßiges Längewachstum ist, und nicht wie bei den meisten Individuen zwecks Formänderung in den verschiedenen Richtungen des Körpers verschieden verläuft, konnte diese Regel mit geringen Ausnahmen, die ihrer Gültigkeit keinen Eintrag tun, für sämtliche äußerlich erkennbaren Körperteile durchgeführt werden (die Antennen sind nicht in die Tabellen aufgenommen; ich habe sie zwar gemessen, möchte die Ergebnisse aber nicht anfügen, da die Antennen zu lang sind, um auf einmal unter das Gesichtsfeld der Lupe gebracht werden zu können; auch sind sie meistens mehr oder weniger unvollständig). Das Eintreten einer relativen Längenzunahme in der zweiten Potenz der Kubikwurzel aus 2, der dann im folgenden Stadium ein Stillstand folgte (*Sphodromantis*), habe ich bei *Dixippus* nicht konstatieren können. Die relative Zunahme der Gesamtkörperlänge nach der ersten Häutung (1,74) ist der zweiten Potenz der Kubikwurzel aus 2 = $1{,}26^2$ = 1,59 benachbart.

Tabelle II. Verhältniszahlen der Dimensionen der einzelnen

Entwicklungs-stadium	Gesamt-länge	Kopflänge	Kopfbreite	Thorax-länge	Abdominal-länge	Prothorax-länge	Prothorax-breite
I	100	11,59	6,75	48,83	39,56	7,13	7,12
II	100	8,47	4,51	42,50	49,16	5,41	5,41
III	100	7,74	4,12	43,38	48,79	5,17	4,94
IV	100	7,17	3,53	43,70	49,07	4,96	3,99
V	100	6,80	3,54	43,94	49,23	4,97	4,22
VI	100	6,83	3,24	43,18	50,26	4,96	4,16
VII	100	6,44	3,16	43,13	50,44	4,88	3,99

Hand in Hand mit einer Längenzunahme gleich der Kubikwurzel aus zwei geht bei *Sphodromantis* entsprechend die Oberflächenzunahme in der Quadratwurzel aus 2. Das Gewicht des Tieres verdoppelt sich. Wenn der Längendurchmesser die relative Zunahme von 1,26 hat, so läßt sich auch für *Dixippus* mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die Zunahme der Oberfläche im Quadrat von 1,26 und die des Volumens im Kubus von 1,26 = 2 erfolgt. Tabelle I gewährt somit einen Einblick in die durchschnittlichen Längen des Körpers und seiner Teile, den absoluten und relativen Längenzuwachs auf den einzelnen Häutungsstadien.

Tabelle II veranschaulicht die Proportion der Gesamtkörperlänge zur Länge bzw. Breite der einzelnen Körperteile auf den verschiedenen Stadien. Die Gesamtkörperlänge ist = 100 gesetzt. Die Maßzahlen aller Körperteile sind mit dem Quotienten von 100, dividiert durch die durchschnittliche Körperlänge, multipliziert. Das frisch geschlüpfte Tier zeigt gegenüber den andern Stadien abweichende Proportionen. Kopflänge und Länge der Gliedmaßen ist verhältnismäßig bedeutend größer als die der andern Körperabschnitte. Daß der Kopf in seinen Größenverhältnissen einen erheblichen Vorsprung in der Jugend vor dem übrigen Körper besitzt, ist eine weitverbreitete bekannte Tatsache (Daffner, Das Wachstum des Menschen). Der Thorax nimmt fast die Hälfte der Gesamtlänge ein (48,83 mm), während das Abdomen etwa $^{2}/_{5}$ der Gesamtlänge ausmacht, im Gegensatz zu den andern Stadien, auf denen die Länge des Abdomens die Hälfte beträgt.

Die Verhältniszahl des Kopfes ist auf dem 2. Stadium fast $^{1}/_{3}$ kleiner als auf dem ersten (11,6 und 8,5), auf den folgenden Stadien fällt die Verhältniszahl fast gleichmäßig von 8,5 auf 6,4. Das 5. und 6. Stadium haben dieselbe Verhältniszahl. Die Breite des Kopfes zwischen den Facettenaugen gemessen, beträgt etwa $^{1}/_{2}$ der Kopflänge.

Körperteile von Dixippus morosus. Gesamtlänge = 100.

Mesothorax-länge	Mesothorax-breite	Metathorax-länge	Metathorax-breite	Länge des 1. Beinpaares	Länge des 2 Beinpaares	Länge des 3. Beinpaares
28,38	5,25	16.67	5,62	57,47	46,78	53,02
21,74	5,41	15,36	5,41	49,56	39,11	46,02
22,24	5,19	15.99	5,24	50,04	38,46	46,20
22,61	5,18	16,—	4,96	50,41	39,77	46,91
22,81	5,07	16,06	4,76	51,79	39,72	46,89
22,46	4,85	15,80	4,71	50,58	39,68	46,87
22,49	5,03	15,69	5,06	51,80	39,95	47,69

Die Verhältniszahl der Thoraxlänge im 2. Stadium verringert sich um $^{1}/_{8}$ gegenüber dem 1. Stadium. Auf den andern Stadien variiert sie nur ein wenig zwischen 42,5 und 43,94.

Das Abdomen beträgt auf dem 1. Stadium $^{2}/_{5}$ der gesamten Körperlänge; vom zweiten Stadium an steigt die Verhältniszahl von 48,79 auf 50,44.

Die Prothoraxlänge des ersten Stadiums beträgt fast $^{1}/_{7}$ der Thoraxlänge, die der andern Stadien $^{1}/_{8}$—$^{1}/_{9}$. Sie fällt von 5,41 die Entwicklungsstadien aufwärts bis auf 4,88; die Stadien 4, 5, 6 haben fast dieselbe Verhältniszahl. Die Prothoraxbreite (zwischen den Hüften gemessen) ist gleich, oder wenig geringer als die Länge.

Die Verhältniszahl der Mesothoraxlänge beträgt im 1. Stadium $^{2}/_{7}$ der gesamten Körperlänge, $^{3}/_{5}$ der Thoraxlänge und das Vierfache der Prothoraxlänge; auf dem 2. Stadium ist die Verhältniszahl $^1/_4$ kleiner. Sie differiert dann auf den andern Stadien nur wenig zwischen 21,74 und 22,81. Die Breite beträgt etwa $^1/_4$ der Länge, abgesehen vom 1. Stadium, wo sie nur $^1/_6$ ausmacht.

Die Metathoraxlänge des 1. Stadiums macht $^1/_3$ der gesamten Thoraxlänge aus. Die Verhältniszahl ist etwas groß im Vergleich zu den andern Stadien, auf denen sie fast dieselbe bleibt. Die Breite erreicht $^1/_3$ der Länge.

Bei den Extremitäten beträgt die Länge des ersten Beinpaares, abgesehen vom 1. Stadium, die Hälfte der gesamten Körperlänge, die des zweiten Beinpaares $^2/_5$ der Körperlänge und die des dritten Beinpaares reichlich $^9/_{20}$ derselben. Untereinander verhält sich die Länge der Beinpaare wie 10 : 8 : 9.

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, zeigt das 1. Stadium ganz besondere Dimensionen. Die Verhältniszahlen werden aber, abgesehen von denen des Kopfes, dessen Wachstum sich verlangsamt, um den Vorsprung auszugleichen, den er vor den übrigen Körperteilen hat, vom 2. Stadium an fast konstante, von geringen Abweichungen abgesehen. Diese verlieren an Bedeutung, wenn berücksichtigt wird, daß sämtliche Zahlen der Tabelle durch Multiplikation mit dem Quotienten aus 100 und der Gesamtkörperlänge entstehen, sich kleinste Unregelmäßigkeiten mithin gleich vervielfachen. *Dixippus* ist also fast beim Verlassen des Eies, vollständiger im 2. Stadium in seinen Hauptformen vollendet, abgesehen von der Form der Analsegmente. Die Imago ist eine ausgewachsene Larve, unterscheidet sich von ihr durch wenig mehr als ihre Größe. Verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit einzelner Körperteile, auf denen die Formänderungen der Organismen beruhen (Hirschler, Daffner) ist nicht vorhanden. Der nach jeder Häutung zu konstatierende Wachstumszuwachs bewirkt lediglich eine Vergrößerung der vor der Häutung vorhanden gewesenen Form (analog bei *Sphodromantis bioculata*, Przibram und Megusar 1912). Die endgültige Größe des ausgewachsenen Tieres steht nach Schleip: »Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus*« (Zoologische Jahrbücher 1911) in gewisser Beziehung zu den Färbungsunterschieden. Die durchschnittliche Körperlänge von zehn wahllos herausgegriffenen grünen Imagines betrug 7,43 cm, von zehn gelbroten 7,46 cm und von zehn dunklen, rotbraunen oder schwarzen nur 6,93 cm.

Wie die Proportionen der einzelnen Körperteile, bezogen auf die Gesamtlänge des Körpers, abgesehen von den erwähnten Ausnahmen, in allen Entwicklungsstadien mit geringen Schwankungen dieselben sind, so bestehen auch feste Proportionen zwischen der Länge eines jeden Thoracalsegments und der Länge der zugehörigen Extremität (Tab. III a—g). Von je sechs wahllos herausgegriffenen Tieren jeden

Tabelle IIIa. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares. I. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (0,8)	9,50 (7,6)	1 (3,4)	1,80 (6,0)	1 (2,0)	3,55 (7,1)
1 (0,9)	8,44 (7,6)	1 (3,3)	1,99 (6,6)	1 (2,0)	3,75 (7,5)
1 (0,9)	8,88 (8,0)	1 (3,5)	1,90 (6,5)	1 (2,4)	3,15 (7,5)
1 (0,8)	9,62 (7,7)	1 (3,3)	1,83 (6,1)	1 (2,4)	2,94 (7,0)
1 (0,9)	7,88 (7,1)	1 (3,2)	1,67 (5,4)	1 (2,0)	3,20 (6,4)
1 (0,9)	8,77 (7,9)	1 (3,4)	1,88 (6,4)	1 (2,3)	3,30 (7,6)

Tabelle IIIb. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares. II. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (1,2)	8,75 (10,5)	1 (4,8)	1,66 (8,0)	1 (3,2)	2,94 (9,4)
1 (1,2)	8,50 (10,2)	1 (4,5)	1,82 (8,2)	1 (3,3)	2,85 (9,4)
1 (1,2)	9,33 (11,2)	1 (5,0)	1,72 (8,6)	1 (3,5)	2,97 (10,4)
1 (1,2)	9,58 (11,5)	1 (5,1)	1,82 (9,3)	1 (3,5)	3,11 (10,9)
1 (1,2)	9,33 (11,2)	1 (5,0)	1,74 (8,7)	1 (3,5)	2,92 (10,2)
1 (1,2)	9,16 (11,0)	1 (4,8)	1,91 (9,2)	1 (3,4)	2,97 (9,9)

Tabelle IIIc. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares. III. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (1,5)	8,80 (13,2)	1 (6,1)	1,80 (11,0)	1 (4,3)	2,97 (12,8)
1 (1,4)	10,28 (14,4)	1 (6,3)	1,75 (11,0)	1 (4,6)	2,82 (13,0)
1 (1,5)	10,40 (15,6)	1 (6,9)	1,75 (12,1)	1 (4,8)	3,08 (14,8)
1 (1,6)	8,88 (15,8)	1 (6,9)	1,71 (11,8)	1 (4,8)	2,93 (14,1)
1 (1,5)	10,20 (15,3)	1 (6,8)	1,72 (11,7)	1 (4,9)	2,90 (14,2)
1 (1,6)	10,01 (15,0)	1 (6,8)	1,73 (11,8)	1 (5,0)	2,78 (13,9)

Tabelle IIId. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares. IV. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (2,2)	8,74 (19,2)	1 (8,6)	1,75 (15,1)	1 (6,0)	3,02 (17,8)
1 (1,8)	10,21 (18,4)	1 (8,0)	1,83 (14,7)	1 (5,6)	3,25 (17,5)
1 (1,8)	11,44 (20,8)	1 (8,7)	1,82 (15,9)	1 (6,2)	3,32 (18,8)
1 (2,0)	8,85 (17,7)	1 (8,5)	1,70 (14,4)	1 (6,0)	2,86 (17,2)
1 (2,0)	10,10 (20,2)	1 (8,8)	1,78 (15,6)	1 (6,2)	3,27 (18,5)
1 (1,8)	10,32 (18,6)	1 (8,4)	1,62 (13,6)	1 (6,0)	2,85 (17,1)

Tabelle IIIe. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares. V. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (2,4)	11,46 (27,5)	1 (12,4)	1,76 (21,8)	1 (8,8)	2,93 (25,7)
1 (2,4)	10,46 (25,1)	1 (11,1)	1,74 (19,4)	1 (7,8)	3,18 (24,5)
1 (2,3)	10,09 (23,2)	1 (10,8)	1,66 (17,9)	1 (7,8)	2,76 (21,2)
1 (2,3)	9,70 (22,3)	1 (11,3)	1,73 (19,7)	1 (8,0)	2,79 (22,3)
1 (2,4)	10,50 (25,2)	1 (11,2)	1,71 (19,2)	1 (7,8)	3,06 (23,6)
1 (2,4)	10,84 (26,0)	1 (11,2)	1,85 (20,8)	1 (7,8)	3,09 (23,8)

Tabelle IIIf. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares. VI. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (3,2)	10,17 (32,8)	1 (14,4)	1,82 (26,1)	1 (10,4)	2,90 (30,2)
1 (3,0)	10,49 (31,8)	1 (14,1)	1,75 (25,0)	1 (9,6)	3,16 (30,4)
1 (3,0)	10,43 (31,6)	1 (14,2)	1,69 (24,2)	1 (9,7)	3,01 (29,2)
1 (3,2)	10,20 (32,9)	1 (14,0)	1,83 (25,8)	1 (9,9)	3,07 (30,4)
1 (3,4)	9,63 (32,1)	1 (14,5)	1,78 (25,4)	1 (10,0)	2,94 (29,4)
1 (2,8)	10,88 (31,1)	1 (14,4)	1,72 (24,5)	1 (9,8)	2,90 (28,6)

Tabelle IIIg. Verhältnis der Länge des Pro-, Meso-, Metathorax zur Länge des I., II., bzw. III. Beinpaares, VII. Stadium.

Prothorax	I. Beinpaar	Mesothorax	II. Beinpaar	Metathorax	III. Beinpaar
1 (3,8)	10,52 (40,0)	1 (16,5)	1,82 (30,0)	1 (11,6)	3,05 (35,4)
1 (3,5)	11,37 (39,8)	1 (16,9)	1,81 (30,2)	1 (11,6)	3,13 (36,4)
1 (4,0)	10,37 (41,5)	1 (18,0)	1,82 (32,5)	1 (12,7)	3,05 (38,2)
1 (4,0)	10,48 (41,9)	1 (17,2)	1,88 (31,4)	1 (12,5)	3,07 (38,4)
1 (3,7)	11,20 (41,5)	1 (17,7)	1,86 (31,0)	1 (12,3)	2,97 (37,1)
1 (4,0)	10,35 (41,4)	1 (17,8)	1,88 (33,5)	1 (12,5)	3,11 (38,9)

Stadiums ist die Länge des Pro-, Meso- bzw. Metathorax = 1 gesetzt (die wirkliche Länge ist in Klammer angefügt) und die Länge des zugehörigen Beinpaares (ebenfalls in Klammer angegeben) durch den Quotienten aus 1 und der absoluten Länge des betreffenden Thoracalsegments dividiert. Ein Blick auf die Tabellen lehrt, daß die Verhältniszahlen mit geringen Veränderungen konstant sind. Nicht nur bei den sechs Tieren auf den einzelnen Stadien, sondern auch auf sämtlichen Entwicklungsstadien untereinander. Die vollkommenste Übereinstimmung zeigen das zweite und dritte Beinpaar in ihren Proportionen zum Meso- bzw. Metathorax. Es besteht auf allen Stadien übereinstimmend zwischen Metathorax und der hinteren Extremität das Verhältnis von 1 : 3, zwischen Mesothorax und der zugehörigen Extremität von 1 : 1,8. Die Proportion zwischen dem Prothorax und dem Vorderbein ist weniger konstant. Letzteres zeigt mit den höheren Entwicklungsstadien ein langsam sich steigerndes schnelleres Wachstum als das zugehörige Segment. Die Proportion ändert sich von 1 : 8,765 auf 1 : 10,71 bei der Imago. Die durchschnittlichen Proportionen (genommen aus Tab. III) betragen für das

	1. Thoracalsegment	2. Thoracalsegment	3. Thoracalsegment
im 1. Stadium	1 : 8,865	1 : 1,845	1 : 3,315
» 2. »	1 : 8,775	1 : 1,78	1 : 2,96
» 3. »	1 : 9,93	1 : 1,74	1 : 2,91
» 4. »	1 : 9,94	1 : 1,75	1 : 3,09
» 5. »	1 : 10,50	1 : 1,74	1 : 2,94
» 6. »	1 : 10,30	1 : 1,80	1 : 3,00
» 7. »	1 : 10,71	1 : 1,845	1 : 3,06
Das Mittel ist	1 : 9,86	1 : 1,79	1 : 3,04

Bemerkenswert ist also, daß die Proportionen im Meso- und Metathorax konstante sind, das Verhältnis im Prothorax sich aber durch etwas schnelleres Wachstum der vorderen Extremitäten mit fortschreitender Entwicklung verschiebt. In analoger Weise verhält sich das Wachstum der Gliedmaßen des Menschen zum Gesamtvolumen ebenfalls verschieden (Meeh 1895). Die Kurven für die Verhältnisse von Oberarm, Unterarm und Hand zum Gesamtvolumen verlaufen im allgemeinen wagerecht. Das Wachstum von Brust und oberer Extremität geht parallel mit dem Wachstum des Gesamtvolumens. Die untere Extremität dagegen wächst schneller als dieses.

4. Messungen an Muskeln.

Im Anschluß an die Präparation der Thoraxmuskulatur von *Dixippus* habe ich auch einige Messungen an Muskeln vorgenommen, welche die durchschnittliche Länge und Breite derselben auf den verschiedenen Stadien feststellen, einen Einblick in ihre absolute und relative Längen- und Breitenzunahme gewähren, und auch ihr Verhältnis zu den Skelettbezirken, denen sie angehören, ins Auge fassen. Die Messungen sind mit dem Mikrometerocular gemacht worden. Die erhaltenen Maße wurden dann in Millimeter umgerechnet. Ihre Genauigkeit wird dadurch beeinträchtigt, daß es bei einzelnen Muskeln, besonders bei dem langen, hinteren medialen Dorsoventralmuskel der Hüfte nicht möglich war, den ganzen Muskel, selbst mit der schwächsten Vergrößerung in das Gesichtsfeld des Mikroskops zu bringen. Der Maßstab des Meßoculars mußte wiederholt angelegt werden, wobei Ungenauigkeiten natürlich nicht zu vermeiden sind. Um diese möglichst gering zu machen, ist dieselbe Messung mindestens dreimal ausgeführt worden. Die Maßzahlen der zu den Muskeln gehörigen Skelettbezirke wurden mit dem Greifzirkel ermittelt, der an sich ja weniger genaue Messungen gestattet, als ein Mikrometerocular, aber dadurch, daß der Maßstab des letzteren nur stückweise hätte angesetzt werden können, teilweise ein fünf- bis sechsmaliges neues Ansetzen nötig gewesen wäre, würde die Ungenauigkeit womöglich noch größer geworden sein. Eine weit größere Schwierigkeit liegt in der Beschaffenheit des Meßobjektes selbst. Die verschiedenen Kontraktionszustände, in denen sich die Muskeln befinden, sind eine Ursache von bedeutenderen Fehlern; als Konservierungsmittel wurde Pikrinalkohol benutzt, der zu diesem

Tabelle IV. Durchschnittliche Längen- und Breiten-
auf den einzelnen

	Zweiter tergaler Längsmuskel des zweiten Abdominalsegments				Erster sternaler Längsmuskel des zweiten Abdominalsegments				Dritter tergaler Längsmuskel des Segmentum medianum			
	Länge		Breite		Länge		Breite		Länge		Breite	
Stadium	Durchschnittliche Länge	Absolute und relative Zunahme	Durchschnittliche Breite	Absolute und relative Zunahme	Durchschnittliche Länge	Absolute und relative Zunahme	Durchschnittliche Breite	Absolute und relative Zunahme	Durchschnittliche Länge	Absolute und relative Zunahme	Durchschnittliche Breite	Absolute und relative Zunahme
I	0,31		0,08		0,28		0,08		0,36		0,09	
		0,19		0,06		0,20		0,06		0,10		0,02
		1,61		*1,75*		*1,7*		*1,75*		*1,28*		*1,22*
II	0,50		0,14		0,48		0,14		0,46		0,11	
		0,22		0,02		0,26		0,04		0,14		0,01
		1,44		*1,14*		*1,54*		*1,26*		*1,3*		*1,09*
III	0,72		0,16		0,74		0,18		0,60		0,12	
		0,28		0,03		0,24		0,06		0,2		0,06
		1,39		*1,14*		*1,32*		*1,33*		*1,33*		*1,50*
IV	1,—		0,19		0,98		0,24		0,80		0,18	
		0,29		0,10		0,22		0,10		0,22		0,09
		1,29		*1,52*		*1,23*		*1,42*		*1,27*		*1,5*
V	1,29		0,29		1,20		0,34		1,02		0,27	
		0,23		0,04		0,50		0,06		0,38		0,15
		1,15		*1,14*		*1,41*		*1,18*		*1,37*		*1,55*
VI	1,52		0,33		1,7		0,40		1,40		0,42	
		0,28		0,07		0,30		0,04		0,04		0,22
		1,18		*1,21*		*1,18*		*1,10*		*1,03*		*1,52*
VII	1,80		0,40		2,—		0,44		1,44		0,64	
		(*1,29*)		(*1,23*)		(*1.33*)		(*1,26*)		(*1,26*)		(*1,39*)

Zwecke wohl am günstigsten war. Doch läßt es sich damit natürlich auch nicht erreichen, daß sich die Muskeln alle in dem gleichen Kontraktionszustande befinden. Um annähernd genaue Durchschnittszahlen zu bekommen, wäre eine außergewöhnlich hohe Zahl von Meßobjekten nötig, damit die Verschiedenheiten sich ausgleichen können, und auch dann ist die Genauigkeit immerhin nur eine bedingte. Ich habe die Messungen nur an einer beschränkten Zahl von Exemplaren, etwa sechs Tieren auf jedem Stadium, ausgeführt wegen des großen Umfanges meiner Untersuchungen. Doch reichen die gewonnenen Resultate aus, um die in der Wachstumszunahme herrschende Gesetzmäßigkeit zu erkennen (Tab. IV).

Die erste Rubrik von je zweien gibt die durchschnittliche Länge bzw. Breite eines Muskels auf den sieben Stadien an; die zweite die

maße verschiedener Muskeln und ihre Zunahme
Entwicklungsstadien.

Metathoracaler, medialer, hinterer Dorsoventralmuskel (*dvm* 3 + 4)				Länge des 2. Abdominalsegments	Länge des 2. tergalen Längsmuskels multipliziert mit 3	Länge des 1. ventralen Längsmuskels multipliziert mit 3	Länge des Metathorax + Mediansegments	Doppelte Länge des Dorsoventralmuskels	Breite des Dorsoventralmuskels	$^2/_5$ der Länge des Dorsoventralmuskels
Länge		Breite der tergalen Ansatzfläche								
Durchschnittl. Länge	Absolute u. relative Zunahme	Durchschnittl. Breite	Absolute u. relative Zunahme							
0,9		0,38		0,7	0,9	0,84	2,—	1,8	0,38	0,36
	0,85		0,34							
	1,95		*1,9*							
1,75		0,72		1,56	1,5	1,52	3,5	3,5	0,72	0,70
	0,75		0,18							
	1,42		*1,25*							
2,50		0.90		2,1	2,16	2,22	4,8	5,—	0,9	1,—
	0,92		0,30							
	1,36		*1,33*							
3,42		1,20		2,6	3,—	2,94	6,—	6,8	1,20	1,36
	0,66		0,39							
	1,19		*1,32*							
4,08		1,59		3,4	3,87	3,6	7,9	8,16	1,59	1,62
	0,94		0,45							
	1,25		*1,34*							
5,02		2,14		4,4	4,56	5,1	9,95	10,04	2,14	2,—
	1,28		0,36							
	1,26		*1,17*							
6,3		2,50		5,4	5,4	6,—	12,1	12,6	2,5	2.52
	(1,29)		*1,28*							

absolute, und die relative Längen- bzw. Breitenzunahme, die letztere in kursiv gedruckten Ziffern. Die drei abdominalen Muskeln zeigen die größte absolute Längenzunahme auf dem 5. bzw. 6. Stadium, der Beinmuskel dagegen bei der letzten Häutung. Bei den Körperteilen findet die größte Längenzunahme immer bei der letzten Häutung statt. Der relative Längen- bzw. Breitenzuwachs ist zunächst, abgesehen von der ersten Häutung, ins Auge zu fassen. Die Schwankungen sind aus den erwähnten Gründen größere als bei den relativen Größenzunahmen auf Tabelle I. Nimmt man von diesen Längenzunahmen das Mittel (es ist jedesmal unter der betreffenden Rubrik in Klammer angegeben), so ist es wieder die Kubikwurzel aus 2 = 1,26 oder eine nahe benachbarte Zahl.

Demnach erfolgt die Längen- bzw. Breitenzunahme, abgesehen von der ersten Häutung, von einem Stadium zum andern in der Kubikwurzel aus 2, wenn man die Abweichungen auf Kosten der verschiedenen Kontraktionszustände der Muskeln setzt. Für den dritten tergalen Längsmuskel des Segmentum medianum gilt dies auch bei der ersten Häutung. Die relative Längenzunahme des zweiten tergalen Längsmuskels des zweiten Abdominalsegments (1,61) entspricht der zweiten Potenz der Kubikwurzel aus 2 : 1,59.

Die Breitenzunahme dieses Muskels, sowie die Längen- und Breitenzunahme des ventralen Längsmuskels liegen in der Nähe dieser Zahl; doch weichen sie etwas nach oben ab, ebenso wie die relative Zunahme der Gesamtkörperlänge bei der ersten Häutung (Tab. I, 2. Rubrik).

Die Längen- bzw. Breitenzunahme der tergalen Ansatzstelle des Hüftmuskels verdoppelt sich. Eine Verdoppelung kommt auch auf Tabelle I bei der relativen Längenzunahme des Abdomens nach der ersten Häutung vor.

Ähnliche Messungen sind von Sztern 1914 am Mesothoraxganglion von *Sphodromantis bioculata* gemacht worden. Auch hier erfolgt die Zunahme, wenn eine solche stattfindet, in der Kubikwurzel aus 2. Es treten aber auf einzelnen Stadien Stillstände ein.

Ein bestimmtes Verhältnis existiert zwischen den Muskeln und den Skelettbezirken, an denen sie inserieren. Diese Beziehung ist für die verschiedenen Muskeln nicht die gleiche (Tab. IV). Die mit einem Stern bezeichnete Rubrik enthält die Länge des zweiten Abdominalsegments; die zweite das dreifache Produkt der Maßzahlen des tergalen, die dritte des sternalen Längsmuskels. Die drei nebeneinander stehenden Zahlen zeigen große Annäherung. Es darf daraus der Satz abgeleitet werden, daß der zweite tergale bzw. der erste sternale

Längsmuskel ein Drittel der Länge des zugehörigen Segments hat. Im Segmentum medianum sind die tergalen Längsmuskeln länger im Verhältnis zur Länge des Tergums und stehen hier in einem bestimmten, aber andern Längenverhältnis zu den vereinigten Terga des Metathorax und des Segmentum medianum. Für den gemessenen dritten Längsmuskel ist es teilweise wie 1 : 7, teilweise wie 1 : 8.

Die viertletzte Rubrik der Tabelle IV enthält die Längenmaße der verschmolzenen Segmente des Metathorax und des Segmentum medianum. Die Zahlen stimmen mit der Verdoppelung der Länge des gemessenen Beinmuskels (folgende Rubrik) überein. Die Länge steht in einem bestimmten Verhältnis zum Metathorax und damit auch zur Länge der dazugehörigen Extremität. Die beiden letzten Rubriken veranschaulichen noch, daß die Breite der Insertionslinie des Hüftmuskels $^2/_5$ der Länge des Muskels beträgt. Der Hüftmuskel hat demnach sowohl in seiner Länge, als auch in der Breite seiner tergalen Ansatzstelle auf allen Stadien eine konstante Beziehung zum Metathorax und der zugehörigen Extremität.

5. Der Einfluß regenerierender Gliedmaßen auf das Wachstum von Dixippus morosus.

Nachdem die normalen Wachstumsverhältnisse von *Dixippus* untersucht und festgelegt worden waren, sollte ein gewaltsamer Eingriff in den Organismus des Tieres dessen Einfluß auf die Entwicklung zeigen. 30 an einem Tage ausgeschlüpften Tieren wurde die rechte mittlere Extremität entfernt, indem ich die Tiere veranlaßte, dieselbe zu autotomieren. Ausführliche Untersuchungen über den Vorgang der Autotomie bei Phasmiden liegen vor von Bordage, 1. Phénomènes d'autotomie observés chez les Nymphes de *Monandroptera* inuncans et de Raphiderus scabrosus. 1897. 2. Phénomènes d'autotomie chez des Phasmides appartenantes aux genres *Monandroptera* et *Raphiderus*, und Godelmann, Beiträge zur Kenntnis vom *Bacillus rossii*. Zu dem Zwecke, das Tier zu veranlassen, sein Bein abzuwerfen, setzte ich es auf die Hand und hielt die betreffende Extremität mit den Fingern fest. Sofort war sie abgelöst und das Tier enteilte. Die Abtrennungsstelle ist ein »dunkler ringförmiger Verwachsungsstreifen« (Godelmann) zwischen Schenkel und Trochanter. Die am Hüftrand ringsherum inserierende distalwärts ziehende Beinmuskulatur endigt sämtlich an dem zum Körper hin gelegenen Rande des Trochanter. Im Trochanter selbst beginnt kein neuer distalwärts verlaufender Muskel (vgl. *Bacillus rossii* Godelmann), wie es sonst allgemein der Fall ist. Godelmann bringt diese Muskelanordnung mit Recht mit der Befähigung zur Autotomie zusammen. Das leichte Autotomieren auf die obenbeschriebene Weise ist nur im ersten Stadium möglich. Vom zweiten Stadium an scheint diese Fähigkeit weit geringer entwickelt zu sein. Ich konnte das Bein pressen, kneifen und zerren und erreichte in den meisten Fällen meinen Zweck nicht damit. Es sei noch ausdrücklich hervorgehoben, daß ich das frisch geschlüpfte Tier nur zum Abwerfen des Beines brachte, wenn ich es auf der Hand hatte und die betreffende Extremität festhielt. Faßte ich das zu entfernende Bein mit einer Pinzette an und ließ das Tier in der Luft schweben, so erreichte ich mein Ziel nicht. Beiderseitige Fixation ist also nötig, um durch Auseinanderzerren im Verein mit einer Spannung an der Trennungslinie, durch Muskelkontraktion bewirkt, die Autotomie herbeizuführen. Letztere allein genügt nicht, ebenso wie bei *Bacillus rossii*, während sie bei *Monandroptera* und *Raphiderus* ausreicht (Bordage).

Nach jeder Häutung, die in Übereinstimmung mit Experimenten an zahlreichen andern Tieren in gegenüber normalen Tieren verkürzten Zeitintervallen eintrat (Zeleny: Crustaceen, Marg. Zuelzer: Wasserasseln, Megusar: Käferlarven, Phasmiden, Blattiden im Gegensatz zu v. Emmels Untersuchungen am Hummer u. a.) wurden die Maße genommen in derselben Weise, wie es bei normalen Tieren beschrieben worden ist. Zugleich wurde das nach der Häutung erscheinende Regenerat des Beines mit einer feinen sterilisierten Schere an derselben Stelle abgeschnitten. Da die Maße der Tiere große Übereinstimmung zeigten, konnte ich mich darauf beschränken, jedesmal sechs Tiere zu messen. Am Schlusse der Untersuchungen waren von dieser Serie auch nur noch acht Tiere vorhanden. Die Hälfte etwa ging gleich vor der ersten Häutung ein, weil die jungen Tiere schon unter normalen Verhältnissen äußerst empfindlich sind und sie leider damals gerade in kalten Herbstnächten einem ziemlich bedeutenden Temperaturwechsel ausgesetzt waren. Letzterer hat auch Einfluß auf die Häutungsintervalle gehabt. Doch ist trotzdem eine Häutungsbeschleunigung durch die Intervalle einwandfrei nachgewiesen (22, 30, 24, 26, 21, 21 Tage).

Nach den beiden ersten Häutungen zeigten nur wenige Tiere ein Regenerat, bei der dritten, vierten, fünften Häutung alle Tiere, die meisten ein differenziertes Miniaturbeinchen, einzelne ein ungegliedertes Regenerat. Damit schien die Regenerationsfähigkeit erloschen zu sein. Nach der dritten und vierten Häutung zeigte je ein Exemplar ein regeneriertes Beinchen in der absoluten Länge von 6 mm. Diese

Länge wurde vorher, sowie bei der fünften Häutung nicht mehr erreicht. Die Länge der Regenerate im allgemeinen schwankte sehr. Bei der sechsten und letzten Häutung hat kein einziges Tier mehr regeneriert, während es in Ausnahmefällen sogar vorkommt, daß ausgewachsene Tiere ohne Häutung oder nach partieller Häutung verloren gegangene Körperteile ersetzen, z. B. *Tenebrio Molitor* (Werber 1907), *Musca domestica* und *Musca vomitoria* (Kammerer 1907). Ganz allgemein erlischt bei Tieren, die sich unter regelmäßigen Häutungen entwickeln, u. a. bei Insekten, Krabben mit der letzten Häutung ihre Regenerationsfähigkeit ganzer Gliedmaßen zugleich mit dem Abschluß des Wachstums (Przibram 1905).

Die durchschnittlichen Maßzahlen der Gesamtlänge (Tabelle V) sowie der Länge und Breite der einzelnen Körperteile zeigen im ganzen eine schwächere Entwicklung der Tiere. Sie bleiben in der Länge hinter den normalen Tieren zurück, eine bekannte Erscheinung. Z. B. konstatiert Morgulis bei *Triton cristatus* analog durch Regeneration des amputierten Schwanzes ein Zurückbleiben der Länge gegenüber den normalen Tieren. Ebenso wie bei normalen Tieren, habe ich auch die Gesamtlänge = 100 gesetzt, und die Länge der einzelnen Körperteile mit dem Quotienten von 100, dividiert durch die Gesamtlänge des Körpers multipliziert. Die Verhältniszahlen der Dimensionen der einzelnen Körperteile bleiben dieselben. Doch sind die Verhältniszahlen sämtlicher Beine (Tab. V) geringer, als die Verhältniszahlen der Beinlängen bei normalen Tieren. Das kann nur dadurch zu erklären sein, daß das Material zum Aufbau des Beines teilweise den

Tabelle V. Nebeneinanderstellung der Verhältniszahlen der Längen der Extremitäten nach den einzelnen Häutungen 1. normaler Tiere, 2. von Tieren mit fünf, 3. mit vier Extremitäten. (Gesamtlänge = 100.)

Nach Häutung	Gesamtlänge*			Länge d. I. Beinpaares			Länge d. II. Beinpaares			Länge d. III. Beinpaares		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
I.	100 (23,1)	100 (21,7)	100 (21,60)	49,56	47,06	48,70	39,11	37,16	—	46,02	43,29	44,67
II.	100 (29,8)	100 (29,0)	100 (28,18)	50,04	48,78	51,04	38,46	38,26	—	46,20	46,15	43,31
III.	100 (38,3)	100 (37,5)	100 (37,37)	50,42	50,34	50,51	39,77	37,56	—	46,91	44,16	43,78
IV.	100 (49,2)	100 (48,3)	100 (46,85)	51,79	48,65	49,95	39,72	39,—	—	46,89	44,09	45,79
V.	100 (62,8)	100 (61,5)	100 (60,70)	50,58	50,04	49,41	39,68	37,65	—	46,87	45,31	46,44
VI.	100 (76,9)	100 (76,8)	100 (72,05)	51,80	50,80	54,76	39,95	39,75	—	47,69	47,19	50,17

* Die absolute durchschnittliche Gesamtlänge ist in Klammern beigefügt.

übrigen Gliedmaßen entzogen und dem sich regenerierenden Bein zugeführt wird. Eine ähnliche kompensatorische Reduktion ist von Megušar auch bei *Hydrophilus piceus* beschrieben. Das rechte Vorderbein war durch die Regeneration des linken Vorderbeines (das eine abnorme Doppelbildung zeigte) im Vergleich zur Körpergröße unverhältnismäßig klein ausgefallen. Bei *Tenebrio* konstatierte Megušar eine kompensatorische Regulation, indem die vollständige Entfernung des Beines und der darauf folgende Regenerationsprozeß eine Reduktion des Flügels der operierten Körperseite zur Folge hatten. Dürken wies nach, daß durch die Exstirpation der Augen bei jungen Froschlarven eine Entwicklungshemmung und Verkümmerung der Extremitäten bewirkt wurde, da die Exstirpation das Mittelhirn beeinflußte und dieses in Beziehung zum Wachstum der letzteren steht.

Zu gleicher Zeit machte ich Messungen an einer zweiten Versuchsserie, umfassend etwa 60 Tiere, die an zwei aufeinander folgenden Tagen ausgeschlüpft waren. Diese Tiere veranlaßte ich in der obenbeschriebenen Weise, beide mittlere Extremitäten zu autotomieren. Mit dieser Versuchsreihe hatte ich große Schwierigkeiten. Schon in den ersten Tagen gingen etwa 50 Tiere ein; die überlebenden gebrauchten bis zur ersten Häutung 43 Tage, während normale Tiere sich nach 25, diejenigen mit einem fehlenden Bein nach 22 Tagen häuteten. In der Folge zeigten die Häutungsintervalle zwar eine Beschleunigung gegenüber normalen Tieren, doch nicht gegenüber den Tieren, die nur ein Bein zu regenerieren hatten. Doch muß ich wieder betonen, daß die Temperaturschwankungen nicht gestatten, die Häutungsintervalle dieser sehr geschwächten Tiere allein mit dem operativen Eingriff in Zusammenhang zu bringen. Jedenfalls kann ich bei *Dixippus* in diesem Falle nicht die Regel bestätigen, daß die Beschleunigung der Häutungen der zunehmenden Verletzungsgröße proportional ist (Przibram-Zeleny). Aber ebensowenig ist für *Dixippus* das Gegenteil erwiesen. Es müßten Versuchstiere bei konstanter Temperatur unter ganz gleichbleibenden äußeren Verhältnissen gezüchtet werden, um zu einem Resultat zu kommen.

Nach der ersten Häutung haben von den sechs Tieren, die sie überstanden, nur drei regeneriert, davon das eine nur ein Bein. Nach der zweiten Häutung, bei der wieder ein Tier einging, regenerierten drei, zwei nur ein ungegliedertes Regenerat, eins ein differenziertes Miniaturbeinchen. Die Länge der Regenerate und ihre Gliederung war sehr ungleichmäßig. Die Länge von 6 mm, wie bei der andern Serie, wurde nicht erreicht. Nach der dritten Häutung hatte ein regenerierendes

Bein die größte vorgekommene absolute Länge von 4,8 mm. Hervorzuheben ist noch, daß die Länge des Regenerats auf der rechten und linken Seite häufig ungleich ist. Bei der letzten Häutung ist in Übereinstimmung mit den andern Versuchstieren die Regenerationsfähigkeit erloschen. Die Gesamtkörperlänge bleibt zurück gegen die Tiere, die nur ein Bein zu regenerieren haben und noch mehr natürlich gegen die normalen Tiere. Die Proportionen der einzelnen Körperteile, abgesehen von denen der Gliedmaßen, haben sich nicht geändert. Leider hatte ich von der vierten Häutung an nur noch zwei Exemplare, von denen das eine vor der letzten Häutung noch zurückblieb. Deshalb hat das Ergebnis aus der Vergleichung der Verhältniszahlen der Beinlängen normaler Tiere, sowie der Tiere mit einem regenerierenden Bein mit dieser Versuchsreihe keinen Anspruch auf unbedingte Gültigkeit. Abgesehen von der vorderen Extremität nach der fünften Häutung und der hinteren Extremität nach der zweiten und dritten Häutung sind die Verhältniszahlen höher, als bei Tieren mit einem regenerierenden Bein, und bei der sechsten Häutung auch höher, als die der Extremitäten bei normalen Tieren. Sollte eine erhöhte Inanspruchnahme der vorderen und hinteren Beinpaare, infolge des Fehlens der mittleren Extremitäten die Ursache der etwas kräftigeren Entwicklung sein, die allerdings die normale Beinlänge nur im letzten Stadium übertrifft? (Hypertrophie vor Vollendung regenerativer Prozesse, Koch und Kammerer.) Zur Feststellung dieser Tatsache stehen Messungen an weiteren Versuchsserien aus. Ich begnüge mich unter diesen Umständen damit, die Tatsache zu konstatieren, ohne der Deutung einen Anspruch auf Berechtigung geben zu können.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

1. Die Körperteile von *Dixippus morosus* zeigen mit wenigen Ausnahmen vom ersten Stadium hinauf bis zum letzten eine steigende absolute Größenzunahme.

2. Die relative Längenzunahme der Gesamtkörperlänge sowohl als der einzelnen Körperteile findet von einer Häutung zur andern durchschnittlich in der Kubikwurzel von 2 = 1,26 statt.

3. Bei *Dixippus* weisen die einzelnen Körperteile im allgemeinen keine verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit auf; die nach jeder Häutung zu konstatierende Wachstumszunahme bewirkt lediglich eine Vergrößerung der vor der Häutung vorhanden gewesenen Form.

4. Die Proportionen zwischen den einzelnen Thoracalsegmenten und den zugehörigen Extremitäten sind im Meso- und Metathorax

auf allen Entwicklungsstadien konstant. Das Verhältnis im Prothorax verschiebt sich durch etwas schnelleres Wachstum der vorderen Extremitäten mit fortschreitender Entwicklung.

5. Die relative Längen- und Breitenzunahme der gemessenen Muskeln erfolgt, abgesehen von der ersten Häutung, von einem Stadium zum andern in der Kubikwurzel aus 2. Für den dritten tergalen Längsmuskel des Segmentum medianum gilt dies auch bei der ersten Häutung.

6. Die relative Längenzunahme des zweiten tergalen Längsmuskels des zweiten Abdominalsegmentes entspricht bei der ersten Häutung der zweiten Potenz der Kubikwurzel aus 2. Die Breitenzunahme dieses Muskels, sowie die Längen- und Breitenzunahme des ventralen Längsmuskels liegen in der Nähe dieser Zahl.

7. Die Längen- bzw. Breitenzunahme des Hüftmuskels ist $= 2$.

8. Ein bestimmtes Verhältnis existiert zwischen den Muskeln und den Skeletbezirken, an denen sie inserieren.

9. Nach den beiden ersten Häutungen zeigen die Tiere, denen eine bzw. zwei Extremitäten fehlten, nur teilweise ein Regenerat, bei der mitten, vierten und fünften Häutung alle Tiere in ungleicher Ausbildung. Nach der letzten Häutung fehlt übereinstimmend bei beiden derien jedes Regenerat.

10. Die Häutungsintervalle der Tiere mit amputierten Gliedmaßen zeigen eine Beschleunigung gegenüber den Entwicklungsstadien normaler Tiere.

11. Die durchschnittlichen Maßzahlen der Gesamtlänge, sowie der Länge und Breite der einzelnen Körperteile zeigen ein Zurückbleiben hinter der Länge der normalen Tiere. Die Längenmaße sind der Größe der Verletzung umgekehrt proportional.

12. Die Verhältniszahlen der Dimensionen der einzelnen Körperteile bleiben, abgesehen von den Gliedmaßen, dieselben.

13. Bei den Tieren, denen eine Extremität fehlt, sind die Verhältniszahlen sämtlicher Beine geringer als die Verhältniszahlen der Beinlängen bei normalen Tieren.

Göttingen, im März 1916.

Literaturverzeichnis.

Bordage, 1. Phénomènes d'autotomie observés chez les Nymphes de Monandroptera inuncans et de Raphiderus scabrosus. Compt. Rend. Paris 1897.

— 2. Phénomènes d'autotomie chez des Phasmides appartenantes aux genres Monandroptera et Raphiderus. Ebenda.

— 3. Sur la régénération chez les Phasmides. Ann. Soc. Ent. France. 1898.

Marie Daiber, Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Bacillus rossii nebst einigen biologischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1905.

Daffner, Das Wachstum des Menschen. Leipzig, Engelmann. 1902.

Dürken, Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis der echten Entwicklungskorrelationen. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CV. Heft 2.

Emmel, The Relation of Regeneration to the Molting Process in the Lobster. Annal Report of the Commissioners of Inland Fisheries of Rhode Island. XXXVI. 1906.

Graber, Zur Entwicklungsgeschichte und Reproduktionsfähigkeit der Orthopteren. Ber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. 1867.

— Die Insekten. München 1877.

Godelmann, Beiträge zur Kenntnis von Bacillus rossii Fabr. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XII. 1901.

Hirschler, Ein Versuch, Wachstumskorrelationen und Wachstumsautonomie quantitativ zu bestimmen. Biol. Zentralbl. Nov. 1914.

Kammerer, Die angeblichen Ausnahmen von der Regenerationsfähigkeit bei den Amphibien. Zentralbl. f. Physiologie. 1905.

— Regeneration des Dipterenflügels beim Imago. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXII. 1907.

— Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Arch. f. Entwicklungsmech. 1905.

Koch, Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XLIX.

Meissner, Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke Dixippus morosus. Ztschr. f. Insektenbiologie. 1909.

Meeh, Volumenmessungen des menschlichen Körpers und seiner einzelnen Teile auf den verschiedenen Altersstufen. Ztschr. f. Biol. 1895.

Morgulis, Studien über Inanition in ihrer Bedeutung für das Wachstumsproblem. II. Experimente an Triton cristatus. Arch. f. Entwicklungsmech. 1912.

Ostwald, Über die zeitlichen Erscheinungen der Entwicklungsvorgänge. **Roux**s Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik. Heft 5. 1908.

Przibram und **Megusar**, Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata. I. Länge und Maße. Arch. f. Entwicklungsmech. 1912.

Przibram, Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin. III. Temperatur und Vererbungsversuche. Arch. f. Entwicklungsmech. 1909.

PRZIBRAM, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig 1908.

— Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. Zentralbl. f. Physiologie. 1905.

ROBERTSON, T. BRAILSFORD, On the normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance. Arch. f. Entwicklungsmech. 1908. Further Remarks on the normal Rate. Arch. f. Entwicklungsmech. 1909.

ROUX, Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. u. Med. Bd. XVI. 1883.

HENRYK SZTERN, Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata. II. Länge, Breite, Höhe. Arch. f. Entwicklungsmech. 1914.

WALDEMAR SCHLEIP, Der Farbenwechsel bei Dixippus morosus. Zool Jahrb. 1911.

VOSSELER, Die Wanderheuschrecken in Usambara. 1903/04.

WERBER, Regeneration der exstirpierten Flügel beim Mehlkäfer. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 1907.

ZELENY, The Relation of the Degree of Injury to the Rate of Regeneration. Biol. Bull. Nr. 3. 1905.

MARG. ZUELZER, Über den Einfluß der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 1908.

Zur Topographie und Histologie des Centralnervensystems von Helix pomatia L.

von

Helene Kunze.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 53 Figuren im Text und Tafel I.

Inhalt.

Seite
- Einleitung 26
- Geschichtlicher Überblick 26
- Technisches 28
- I. Der gröbere Aufbau des Centralnervensystems von Helix pomatia 30
  - 1. Die Cerebralganglien. . 32
    - Das Protocerebrum 33
    - Das Mesocerebrum 42
    - Das Metacerebrum 45
    - Die Cerebralnerven 51
    - Die Cerebralconnective und Commissuren 62
  - 2. Die Eingeweideganglien 68
    - Die Pleuralganglien. 69
    - Das linke Parietalganglion . . 74
    - Das rechte Parietalganglion . 78
    - Das Visceralganglion 82
    - Die Connective der Eingeweideganglien 87
  - 3. Die Pedalganglien . . . 90
    - Die Gruppe der Hautnerven . 93
    - Die Gruppe der Fußnerven . 98
    - Die Pedalconnective 105
    - Die Pedalcommissuren . . . 107
  - 4. Die Buccalganglien. . . 108
    - Die Buccalnerven 110
    - Die Buccalcommissur 116

Seite
- Literaturverzeichnis. 117
- Erklärung der Abkürzungen auf den Textfiguren 1—30 118
- II. Die Ganglienzellen von Helix pomatia 120
  - 1. Größe und Form der Ganglienzellen 120
  - 2. Der Zellkern 125
    - Zahl, Größe und Form der Zellkerne 125
    - Die Kernmembran 131
    - Liningerüst und Chromatin . 133
    - Die Nucleolen 137
  - 3. Das Cytoplasma. 145
    - Die Grundstruktur des Cytoplasmas 145
    - Die Nissl-Substanz. 154
    - Das Pigment 162
    - Die Neurofibrillen 169
    - Der Golgi-Kopschsche Apparat 175
    - Die Holmgrenschen Kanäle . 182
    - Die Vacuolen 189
    - Das Glykogen 193
    - Centrosom und Sphäre . . . 196
- Literaturverzeichnis. 199
- Erklärungen zu den Tafelfiguren 1—13 202

Einleitung.

Die nachstehende Arbeit über das Centralnervensystem von *Helix pomatia* steht im Zusammenhang mit einer Reihe von Untersuchungen, die im hiesigen Institut über die Morphologie und Histologie der Weinbergschnecke angestellt wurden. Im besonderen schließt sie sich an die Untersuchungen von Schmalz über die Morphologie des Nervensystems an. Die Arbeit von Schmalz beschreibt die Lage und die äußere Gestalt der Ganglien und verfolgt die aus den Ganglien austretenden Nerven von ihrer Austrittsstelle bis zu ihren Innervationsgebieten. Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, den inneren Bau der Ganglien zu untersuchen. Dabei handelte es sich besonders darum, den Verlauf der Nerven, Connective und Commissuren innerhalb der Ganglien zu verfolgen und ihren Ursprung festzustellen. Außer diesen topographischen Untersuchungen hatte diese Arbeit zum Ziel, eine Darstellung vom Bau der Ganglienzellen zu geben.

Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. E. Korschelt spreche ich für das Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, sowie für die zahlreichen Anregungen und Ratschläge, die er mir im Laufe meiner Untersuchungen zuteil werden ließ, meinen aufrichtigen Dank aus. Desgleichen bin ich Herrn Privatdozenten Dr. Harms zu Dank verpflichtet.

Geschichtlicher Überblick.

Die Literatur über das Nervensystem der niederen Wirbeltiere und speziell der Mollusken ist im Vergleich zu der Literatur über das Nervensystem der höheren Wirbeltiere und des Menschen wenig umfangreich. Unter den pulmonaten Gasteropoden, die uns hier allein interessieren, sind es namentlich die Gattungen *Helix*, *Arion* und *Limax* gewesen, deren Nervensystem zu anatomischen und cytologischen Studien gedient hat, und unter diesen wieder ist *Helix pomatia* wegen der Größe ihrer Zellelemente zu Untersuchungen über die feinere Struktur der Ganglienzellen in hervorragendem Maße verwandt worden.

Die älteren Arbeiten bis zum Jahre 1894, in welchem Jahre die Arbeit von Nabias über histologische und organologische Untersuchungen über das Nervensystem der pulmonaten Gasteropoden erschien, beschäftigen sich im großen und ganzen mit der Topographie der Ganglien und schenken der feineren Struktur der Ganglienzelle nur geringes Interesse. Ich hebe hier die Studien von Böhmig über das Centralnervensystem von *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis* (1883) hervor, die nur kurz auf histologische Fragen eingehen, aber ausführlich die Topographie der Ganglien, sowohl die äußere wie die innere, behandeln. Böhmig beschreibt die Lage und Form der Ganglien, verfolgt die von den Ganglien ausgehenden Nerven, versucht den Faserverlauf der Nerven innerhalb der Ganglien festzustellen und bespricht eingehend den inneren Bau der Ganglien. — Ich kann davon absehen, auf die übrigen topographischen Arbeiten vor NABIAS einzugehen, und mich darauf beschränken, auf die Literaturangaben in der obengenannten Arbeit von NABIAS zu verweisen. NABIAS untersuchte die Pulmonaten *Helix* (*aspersa* und *pisana*), *Arion* und *Limax*. Der organologische Teil seiner Arbeit gibt eine Darstellung der äußeren Morphologie sämtlicher Ganglien und beschränkt sich bei der inneren Morphologie auf die Untersuchung der Cerebralganglien. Besondere Mühe verwandte NABIAS darauf, die Ursprungszellen der im Cerebralganglion entspringenden Nerven festzustellen. — Im ersten Teil seiner Arbeit behandelt NABIAS die Struktur der Ganglienzelle, die er nach der Färbemethode von VIALLANES und den Imprägnationsmethoden von GOLGI und EHRLICH untersuchte. In den folgenden Jahren bis 1899 veröffentlichte NABIAS noch eine Reihe von Untersuchungen an Land- und Wasserpulmonaten, die eine Ergänzung seiner ersten Veröffentlichung bilden.

Nach NABIAS hat die Erforschung der Cytologie der Ganglienzelle im Vordergrunde des Interesses gestanden. Nur noch eine topographische Untersuchung über die Cerebralganglien der Mollusken ist zu nennen, nämlich die Arbeit von HALLER über die Intelligenzsphären des Molluskengehirns (1913). HALLER gibt jedoch keine vollständige Darstellung der Cerebralganglien; er untersucht eingehend nur das Protocerebrum, den »Globulus«, und am Faserverlauf der Nerven interessiert ihn nur, ob diese in Beziehung zu den Globuli stehen oder nicht.

Zusammenfassend sei gesagt, daß topographisch nur die Cerebralganglien bisher gründlich durchgearbeitet worden waren (NABIAS 1894), die übrigen Ganglien waren seit BÖHMIG, der Spezialmethoden zur Darstellung des Faserverlaufs noch nicht kannte, nicht wieder untersucht worden.

Bedeutend zahlreicher als die topographischen sind die histologischen Untersuchungen über das Nervensystem der Pulmonaten. Auch hier möchte ich mich auf die Angabe der wichtigsten Arbeiten, die bei diesen Untersuchungen vor allen Dingen berücksichtigt worden sind, beschränken, zumal bei LEGENDRE (1908—09) eine sehr vollständige Literaturangabe zu finden ist.

1898 beschreibt MAC CLURE die feinere Struktur der Nervenzellen von *Helix pomatia*, *Arion empiricorum* und *Limax maximus*. Er macht ausführliche Mitteilungen über die von ihm angewandten Untersuchungsmethoden. Seine besten Resultate hat er mit FLEMMINGscher Lösung erzielt. MAC CLURE beschreibt im Cytoplasma eine exo- und eine endoplasmatische Zone und sieht in letzterer chromatophile Körnchen, die sog. Spindeln. Das Cytoplasma enthält ferner Pigmentkörner und Fibrillen, die im Zellkörper konzentrisch um den Kern herum liegen, in der Achsenfaser längsgerichtet sind. In der *Helix*-Ganglienzelle beschreibt MAC CLURE Centrosomen.

1901 veröffentlicht BOCHENEK eine eingehende Untersuchung über die Ganglienzelle von *Helix*. Er teilt die Ganglienzellen nach ihrer Größe in vier Gruppen ein, in kleine, mittelgroße, große und Riesenzellen, die sämtlich unipolar sind. Es gelingt ihm, mit der Methode von APATHY in den Nervenzellen ein Fibrillennetz festzustellen.

Im Jahre 1908 untersuchten SMALLWOOD und ROGERS die Nervenzelle der Mollusken, hauptsächlich der Pulmonaten; sie beschreiben in ihr Lymphkanäle, mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen, die auch im Leben zu beobachten sind, NISSL-Körper und Pigmentkörner.

In den Jahren von 1905—1908 veröffentlichte LEGENDRE eine große Reihe von cytologischen Untersuchungen über die Nervenzelle von *Helix*. Diese behandeln hauptsächlich die in den Zellen vorkommenden Granulationen, die Frage der HOLMGRENschen Kanäle, des Centrosoms, die Neurofibrillen, die LEGENDRE mit der Methode von BIELSCHOWSKI darstellen konnte, und den KOPSCHschen Apparat. Die Ergebnisse dieser Einzeluntersuchungen wurden von LEGENDRE in seiner großen Arbeit über die Nervenzelle von *Helix* zusammengestellt. Doch begnügt sich LEGENDRE hier nicht mit einer Beschreibung seiner Befunde an den Gasteropoden, sondern er sucht durch Vergleiche die bei den Gasteropoden gefundenen Zellelemente mit denen andrer zoologischer Gruppen in Beziehung zu bringen. Er untersucht ferner die Veränderungen, welche die Zelle unter veränderten Bedingungen und im pathologischen Zustande erleidet.

Die ERHARDsche Arbeit (1912) über die Nervenzelle der Wirbellosen schenkt der Nervenzelle von *Helix* besonderes Interesse. ERHARD untersucht die Nervenzelle ohne Anwendung von Spezialmethoden und erörtert als einzige spezielle Frage das Vorkommen von Glykogen in den Nervenzellen. Er stellt eine Relation zwischen der Größe des Kerns und der Menge des in der Zelle vorhandenen Tigroids auf und leugnet bei *Helix* das Vorkommen von Tigroid.

Technisches.

Als Material dienten der Schlundring und die Buccalganglien von *Helix pomatia*. Ich verwendete hauptsächlich ausgewachsene Schnecken, die etwa drei Jahre alt sein mochten; doch kamen außerdem auch junge, noch nicht geschlechtsreife Tiere zur Untersuchung. Die jungen Tiere erwiesen sich als vorteilhaft bei der Färbung der Nervenfasern mit Methylenblau; es war bei ihnen leichter eine Faserfärbung zu erreichen, als bei den großen Ganglienmassen der ausgewachsenen Tiere. Es wurden sowohl Sommertiere wie winterschlafende verarbeitet. — Die Ganglien wurden stets dem lebenden Tier entnommen. Betäubungsmittel wurden nicht verwendet. Die von NABIAS empfohlene Methode, die Tiere vor der Präparation einige Tage in Wasser zu legen, weil sie sich dann gut ausstrecken und leicht präparieren lassen, ist natürlich für feine cytologische Studien vollkommen ungeeignet. — Bei der Präparation verfuhr ich so, daß ich etwa eine halbe Windung der Schale entfernte und das ausgestreckte Tier mit einem Scherenschnitt unterhalb der Schale durchschnitt, also den Fußteil vom Eingeweidesack trennte. Dann wurde das Tier in einem Wachsbecken festgesteckt und durch einen Schnitt vom Mantelwulst bis zu den Tentakeln die obere Körperdecke geöffnet. Nach Durchschneidung der peripheren Nerven kann man den Schlundring leicht vom Darm abstreifen. Bei einiger Übung ist die ganze Präparation das Werk von höchstens einer Minute. Die Buccalganglien habe ich, weil sie dem Schlundkopf fest aufliegen, nicht frei herauspräpariert, sondern ich habe durch einen Rasiermesserschnitt den Teil des Schlundkopfes, dem die Ganglien aufliegen, flach abgeschnitten. — Bei winterschlafenden Tieren verfuhr ich ebenfalls in der oben angegebenen Weise, nur war es vorher nötig, die Tiere zum Ausstrecken zu bringen, was dadurch gelang, daß möglichst viel von der Schale entfernt wurde.

Beim Durchtrennen der Nerven schrumpfen diese stark zusammen und nehmen dabei einen bedeutend größeren Durchmesser an. Ebenso verkürzen sich die Connective zwischen den Cerebralganglien und den unter dem Schlund gelegenen Ganglien stark, wenn man den Schlundring vom Darm abstreift. Um dies zu vermeiden, habe ich versucht, die Fixierung des Nervensystems schon innerhalb des Tieres zu beginnen, indem ich die Konservierungsflüssigkeit in das geöffnete Tier hineingoß und erst, nachdem diese einige Zeit eingewirkt hatte, das Nervensystem herauspräparierte. Doch hat sich diese Methode nicht bewährt, weil die gerinnende Leibeshöhlenflüssigkeit die Einwirkung der Lösung auf die Ganglien stark behinderte.

Folgende Fixierungen kamen zur Anwendung: Das Gemisch von FLEMMING, ZENKERsche Lösung, die Lösung von MAXIMOW, das Gemisch von BOUIN (Pikrinsäure, Formol, Eisessig), konz. Sublimatlösung mit und ohne Zusatz von Essigsäure, MÜLLERsche Flüssigkeit, Alkohol und Formol. Als bestes Fixierungsmittel erwies sich die FLEMMINGsche Lösung. Es wurde die starke Lösung angewandt und darin 24—48 Stunden fixiert. Vorzügliche Konservierungen selbst der Riesenzellen, die stets am schwierigsten zu konservieren sind, gibt konz. Sublimatlösung ohne Zusatz von Eisessig. Gegenüber der FLEMMINGschen Lösung hat sie den Vorzug, schneller und sicherer einzudringen und mannigfachere Färbungen zu erlauben. Doch sind die Resultate, die man mit Sublimat erzielt, weniger sicher als die mit FLEMMINGscher Lösung. ZENKERsche Lösung und die Lösungen von BOUIN und MAXIMOW fixieren die Ganglienzellen schlecht. Die Formolkonservierung gibt ebenfalls schlechte Resultate, denn sie bewirkt starke Schrumpfungen und Veränderungen des Plasmas; sie wurde daher nur für morphologische Studien verwendet. Über die Konservierung mit Alkohol soll an andrer Stelle gesprochen werden. Die HERMANNsche Lösung, die ERHARD empfiehlt, wurde nicht verwendet.

An Färbungen kamen eine Anzahl der gewöhnlichen Kern- und Plasmafarbstoffe zur Verwendung: Eisenhämatoxylin, DELAFIELDsches Hämatoxylin, Safranin, Lichtgrün, Orange G, Eosin, Erythrosin, Säurefuchsin, das Triacidgemisch von EHRLICH und die EHRLICHsche Dreifarblösung. Als vorzüglich erwies sich die Färbung mit Eisenhämatoxylin, doch wurde diese noch übertroffen durch die Safranin-Lichtgrünfärbung, die am besten nach Fixierung mit FLEMMINGscher Lösung anzuwenden ist. Sehr gute Resultate gab die EHRLICHsche Dreifarblösung nach Sublimatkonservierung; sie eignete sich besonders zur Darstellung der Kernstrukturen. Für die Darstellung des Lininnetzes erwies sich die Safranin-Lichtgrünfärbung als unübertrefflich.

Die Darstellung bestimmter Zellelemente erforderte einige Spezialmethoden. Die NISSL-Körper wurden durch Färbung mit Toluidinblau nach Sublimatkonservierung dargestellt. Zur Darstellung des Glykogens gebrauchte ich zwei von ERHARD empfohlene Fixierungsmittel mit gutem Erfolge, nämlich die Lösung von v. KEMNITZ (FLEMMINGsche Lösung + absoluter Alkohol: 1 : 1) und die unter A. angeführte Lösung von ZIEGLWALLNER (1% Chromsäurelösung in 85% Alkohol, 2% Osmiumsäurelösung, Eisessig 15 : 4 : 1). Von diesen beiden muß ich der von v. KEMNITZ den Vorzug geben. Was diese Methode auszeichnet, ist neben einer guten Konservierung, daß sie Glykogen und Fett nebeneinander darstellt. Die Behandlung der Objekte geschah genau nach den Angaben, die ERHARD darüber gemacht hat. Das Glykogen wurde mit BESTschem Karmin gefärbt nach der von BEST angegebenen Methode, als Plasmafarbe diente Lyoner Blau. — Zur Darstellung des KOPSCHschen Apparates bediente ich mich der von KOPSCH angegebenen Methode. Die Ganglien wurden 8—10 Tage bei Zimmertemperatur in eine 2% Lösung von Osmiumsäure gelegt. Diese Methode fixiert zwar die Zellen schlecht, doch ist sie für die Färbung des Kopschschen Apparates sehr zuverlässig. — Zur Darstellung der Fibrillen habe ich mit Erfolg die Imprägnationsmethode von Bielschowski in der von Legendre angegebenen Modifizierung angewendet. Die Resultate waren allerdings wenig konstant. Ich habe nach den Angaben von Legendre bei der Vorbehandlung des Objektes die 2% Silbernitratlösung durch eine 6% ersetzt und diese 6 Tage lang einwirken lassen. Die Methode von Apathy zur Imprägnation der Neurofibrillen, die Bochenek gute Resultate gab, die Legendre jedoch wiederholt ohne jeden Erfolg versucht hat, habe ich nicht angewendet. Die Imprägnationsmethoden von Golgi und Ramon y Cajal habe ich in den verschiedensten Modifikationen wiederholt versucht, doch keine brauchbaren Resultate damit erzielt.

Zur Darstellung des Faserverlaufs im Innern der Ganglien verwendete ich die Färbung mit Methylenblau. Da durch Injektion der Farblösung in die Leibeshöhle des Tieres eine Färbung des Nervensystems nicht zu erreichen war, verfuhr ich so, daß ich die Ganglien möglichst schnell herauspräparierte und in eine Lösung von Methylenblau in Ringer-Lockescher Lösung brachte. Auch mit dieser Methode hatte ich zunächst keine Erfolge. Erst nach zahlreichen Versuchen, wobei ich die Konzentration der Lösung, die Dauer ihrer Einwirkung und ihre Temperatur änderte, erreichte ich elektive Färbungen der Nervenfasern. Es erwiesen sich als am geeignetsten die Lösungen von der Konzentration von 1 : 10 000 bis 1 : 100 000 bei Zimmertemperatur und eine Einwirkungsdauer von 12—24 Stunden. Die besten Resultate erzielte ich an etwa 1 Jahr alten Schnecken mit einer Lösung 1 : 100 000, die 24 Stunden einwirkte. Nach der Färbung wurden die Ganglien zur Fixierung der Farbe für 24 Stunden in 10% Ammoniummolybdatlösung gelegt, darauf gut ausgewaschen, entwässert zum Einbetten in Paraffin und in 30—45 μ dicke Schnitte zerlegt. Auch Methylenblaufärbung nach Formolkonservierung wurde vorgenommen, doch konnte ich damit keine elektive Färbung erreichen.

Die Benda-Methode in der Modifikation von Meves zur Darstellung der Mitochondrien gab bei *Helix* keine Resultate.

Erwähnen möchte ich schließlich noch eine Methode, die mit Erfolg zum Studium des Faserverlaufs gebraucht werden kann. Die Ganglien werden 2 Stunden in einer Mischung von 40% Formol und 5% Kupfersulfatlösung (1 : 2) fixiert, 24 Stunden ausgewaschen und eingebettet. Gefärbt wird 10—15 Minuten in einer alten Lösung von: 1 Teil Hämatoxylin, 6—10 Teilen Chloralhydrat, 1 Teil 10% Phosphormolybdänsäure, 100 Teilen Aqua dest. Die Differenzierung der Färbung geschieht in 40% Alkohol, muß aber meist durch 60% ammoniakalischen Alkohol vervollständigt werden.

I. Der gröbere Aufbau des Centralnervensystems von Helix pomatia.

Die folgenden morphologischen Untersuchungen über die Nervenzentren der Weinbergschnecke beschäftigen sich in der Hauptsache mit dem inneren Aufbau der Ganglien und dem Verlauf der Nervenfasern in ihnen. Es ließ sich nicht umgehen, bei der Beschreibung der inneren Topographie der einzelnen Ganglien jedesmal auch auf ihren äußeren Bau kurz einzugehen, da sich dies als unbedingt notwendig zum Verständnis erwies. Die Untersuchungen geschahen ausschließlich an der Hand der Schnittmethode. Es kamen eine große Anzahl von lückenlosen Schnittserien zur Verwendung. Die Schnitte wurden in den verschiedensten Richtungen geführt; als die vorteilhaftesten erwiesen sich für alle Ganglien die Flächenschnitte.

Den Untersuchungen wurden die Ergebnisse der Arbeit von SCHMALZ über die äußere Morphologie des Nervensystems zugrunde gelegt. Seine Angaben über die Gestalt der Ganglien und über die Anzahl der Nerven und die Lage ihrer Austrittsstellen wurden mit Hilfe von Schnittserien nachgeprüft. Im großen und ganzen stimmen die Ergebnisse der folgenden Untersuchungen mit denen von SCHMALZ überein. Wo sich Abweichungen ergaben, ist jedesmal an der betreffenden Stelle darauf hingewiesen. Herr BANG aus dem hiesigen Institut hat die Abweichungen von den SCHMALZschen Angaben, die sich bei mikroskopischer Untersuchung ergeben hatten, auf ihre Richtigkeit hin makroskopisch nachgeprüft. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind als Ergänzungen zu der SCHMALZschen Arbeit zusammengestellt worden und im Zoologischen Anzeiger erschienen.

Als Einführung in die Betrachtung der topographischen Verhältnisse der einzelnen Nervenzentren von *Helix pomatia* kann die Beschreibung dienen, die SCHMALZ von dem Schlundring dieser Schnecke gibt: »Bei *Helix pomatia* liegen wie bei der Mehrzahl aller Pulmonaten die Ganglien in der vorderen Hälfte des Tieres konzentriert. Alle Organe des Körpers werden von hier aus innerviert. Die Ganglien bilden, mit Ausnahme der Buccalganglien, mit ihren Commissuren und Connectiven einen Schlundring um den Darm . . .« »Die Cerebralganglien liegen beim ausgestreckten Tier dem Oesophagus auf. Seitlich um den Darm und die Speichelgänge herum laufen von den Cerebralganglien das Cerebropleuralconnectiv zu den Eingeweideganglien und das Cerebropedalconnectiv zu den Pedalganglien« (vgl. Fig. 1 bei SCHMALZ). »Diese beiden Ganglien liegen unter dem Oesophagus, so daß man wie BÖHMIG ein supra-ösophageales und ein infraösophageales Ganglion unterscheiden kann . . .« »Die Cerebralganglien liegen weiter nach vorn als die Unterschlundganglien, dadurch erhält der Schlundring eine nach vorn geneigte Lage. Sämtliche Ganglien, Commissuren und Connective des Schlundrings sind von einer gemeinsamen starken Bindegewebshülle umgeben, so daß der ganze Schlundring dadurch das Aussehen einer quadratischen oder rechteckigen Fensteröffnung erhält. Die Bindegewebsschicht setzt sich längs der einzelnen Nerven mehr oder weniger stark fort.« Als Ergänzung zu der Beschreibung von Schmalz sei noch hinzugefügt, daß die außerhalb des Schlundrings liegenden Buccalganglien, die das vierte Nervencentrum bilden, dem Schlundkopf hinter der Austrittsstelle des Darmes aufliegen. Sie stehen durch die Cerebrobuccalconnective, die aus den Cerebralganglien hervorgehen, mit dem Schlundring in Verbindung.

1. Die Cerebralganglien.

(Fig. 1—13.)

Die Cerebralganglien werden von Böhmig ihrer Lage wegen als supraösophageale Ganglien bezeichnet. Nabias und Haller bezeichnen sie als Gehirn. Sie bestehen, wie ein Schnitt durch den oberen, dem Oesophagus aufliegenden Teil des Schlundrings lehrt (vgl. Textfig. 1), aus zwei Ganglien, die durch eine starke Commissur miteinander verbunden sind. In ihrer Form und Größe stimmen beide niemals vollständig überein, wie schon Schmalz feststellte: das rechte Ganglion ist meistens etwas größer als das linke. Die Länge des Querdurchmessers durch beide Ganglien wird von Schmalz als 3—3,5 mm an-

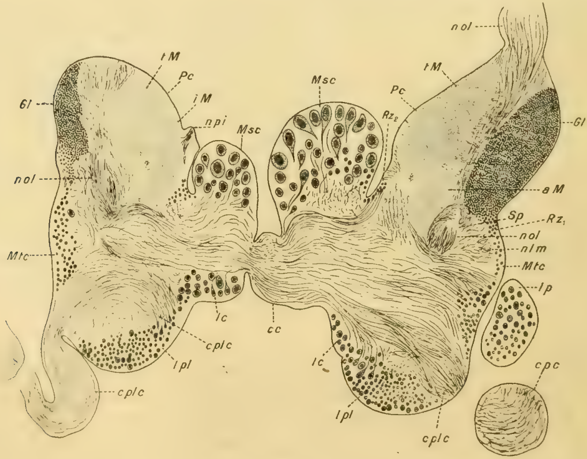


Fig. 1.

Flächenschnitt durch die Cerebralganglien einer ausgewachsenen Schnecke. Oc. 1, Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^1/_2$ verkleinert.

gegeben. Ihre Gestalt vergleicht **Böhmig** »mit einer Scheibe von etwas verzerrter Form, welcher nach vorn ein Ellipsoid und seitlich am Beginn der Quercommissur ein nierenförmiges Gebilde angesetzt sind«. Auf Grund der Verschiedenheit der Ganglienzellen in den Cerebralganglien unterscheidet **Böhmig** in jedem Ganglion drei Abteilungen, die er mit den Zahlen I, II und III belegt. Dieselben Teile unterscheidet später **Nabias** (1894) im Gehirn von *Helix aspersa*, doch benennt er sie anders. **Böhmigs** Teil I heißt bei ihm Postcerebrum, der II. Teil Protocerebrum und der dritte Mesocerebrum. **Haller** benennt die drei Abteilungen nach ihrer Lage und spricht von einem vorderen, mittleren und hinteren Teil des Gehirns. Der vordere Teil entspricht **Böhmigs** II. Teil, der mittlere dem dritten und der hintere dem ersten. **Simroth** empfiehlt, die Bezeichnungen von **Nabias** für die vordere und mittlere Abteilung der Ganglien durch Pro- und Mediocerebrum zu ersetzen und behält den Namen Postcerebrum bei. **Schmalz** gebraucht mit **Meisenheimer** die Namen Proto-, Meso- und Metacerebrum, und diese sollen auch in den nachfolgenden Ausführungen angewandt werden.

Auf jedem Flächenschnitt durch die Ganglien lassen sich die drei Abteilungen derselben leicht feststellen (vgl. Textfig. 1 *Pc*, *Msc*, *Mtc*). **Schmalz** gibt an, daß sie sich auch rein äußerlich betrachtet am Ganglion unterscheiden lassen, doch seien ihre Grenzen schwieriger zu erkennen (vgl. Fig. 2 und 2 *b* bei **Schmalz**, die die Ganglien in Dorsal- und Ventralansicht nach Entfernung des umhüllenden Bindegewebes darstellen). Der vordere Teil, der nach **Haller** eine konische Gestalt hat, ist das Protocerebrum; dieses sitzt mit breiter Basis dem seitlichen hinteren Teil des Ganglions, dem Metacerebrum auf. Die mittlere Abteilung, das Mesocerebrum, ist ein nieren- oder eiförmiges Gebilde, das dorsal vorspringt und aus dessen Ventralseite die Quercommissur der Cerebralganglien hervorgeht.

Das Protocerebrum (*Pc*).

Das Protocerebrum, die vordere Abteilung des Gehirns nach **Haller**, **Böhmigs** II. Abschnitt, hat nach **Schmalz** »die Form eines abgestumpften Kegels, der mit seiner breiten Grundfläche der übrigen Ganglienmasse ansitzt. Sein Querschnitt ist an seiner Grundfläche kreisförmig und wird gegen das dünnere Ende zu ellipsenförmig, wobei die Abplattung in einer der Fußsohle des Tieres parallelen Ebene erfolgt. Die obere Grundfläche des Kegels ist gewölbt und liegt weiter nach außen als der breitere Fuß«. Ein Schnitt durch das Protocerebrum zeigt, daß in demselben zwei deutlich voneinander geschiedene Teile vorhanden sind: seine äußere Hälfte ist angefüllt von einem dichten Haufen kleinster Ganglienzellen, während die innere Hälfte von einem Punktsubstanzballen eingenommen wird (Textfig. 1 rechts). Wenn wir daraufhin das Protocerebrum mit dem hinteren Abschnitt des Cerebralganglions oder mit irgend einem andern Ganglion vergleichen, so fällt uns ein wesentlicher Unterschied auf. Die letzteren besitzen einen centralen Ballen von Punktsubstanz, der ringsum von einer Rindenschicht aus Zellen umgeben ist; beim Protocerebrum dagegen liegen die Punktsubstanzmasse und die Zellschicht nebeneinander, jene im inneren, nach der Mittellinie zugekehrten Teil des Protocerebrums, diese im äußeren, lateralen Teil desselben. Die protocerebrale Punktsubstanz grenzt mithin dorso- und ventromedianwärts direkt an die Bindegewebshülle an.

Der Punktsubstanzballen läßt drei Teile erkennen, die von Nabias eingehend beschrieben worden sind. Der vordere Teil, der vorn bis zur Austrittsstelle des Nervus olfactorius reicht und seine innere Seite der Zellschicht zukehrt, wird von Nabias »par analogie avec les noms créés chez les Arthropodes« »masse médullaire terminale« genannt. Er soll hier als terminale Markmasse bezeichnet werden (Textfig. 2 *tM*). Hinter dieser Markmasse liegen nach dem Metacerebrum zu zwei kleinere Punktsubstanzmassen, die sich auch durch ihre Struktur von der vorderen unterscheiden. Nabias bezeichnet sie als »masse médullaire interne und externe«, und zwar versteht er unter der inneren Markmasse die nach dem Mesocerebrum hin gerichtete (Textfig. 2 *iM*). Die äußere Markmasse liegt zwischen der inneren und der Ganglienzellschicht (Textfig. 2 *aM*). (Näheres über die Markmassen siehe S. 39 ff.) Außer den genannten Teilen sind im Protocerebrum längsverlaufende Faserbündel zwischen dem Zellenlager und der Punktsubstanz vorhanden.

Die Zellenschicht des Protocerebrums bedeckt, wie schon erwähnt wurde, nur den lateralen Teil dieses Gehirnabschnitts. Auf Querschnitten (d. h. Schnitten parallel der Basis des Protocerebrums) hat sie nach Böhmig eine sichelförmige oder halbmondförmige Gestalt. Böhmig hat gesehen, daß sich zuweilen noch eine dünne Lage von Ganglienzellen unter den Boden der Punktsubstanz schiebt; dies läßt sich in der Tat beobachten. Auf der Oberfläche der Punktsubstanz habe ich ebenso wie Böhmig eine derartige Zellbedeckung niemals bemerkt.

Das Zellenlager besteht aus sehr charakteristischen, untereinander ganz gleichen Zellen, sowohl ihrer Struktur wie ihrer Größe nach. Es sind die kleinsten Ganglienzellen, die bei *Helix* überhaupt vorkommen; sie haben einen Durchmesser von nur 6—7 μ. Auffallend groß ist bei ihnen im Verhältnis zur Zellgröße die Größe des Kernes. Das Cytoplasma bildet einen äußerst feinen Saum um den Kern herum. Dieser Plasmaring ist von solcher Feinheit, daß man ihn nur bei bester Konservierung und starker Vergrößerung erkennen kann. Bei weniger guter Konservierung sieht man nichts als den runden oder ein wenig ovalen Kern, dessen grobkörniges Chromatin sich stark mit Kernfarbstoffen färbt. Nabias bezeichnet die kleinen Ganglienzellen des Protocerebrums als chromatische Zellen oder Zellen vom Typus II und nennt ihre Ansammlung den Kranz chromatischer Zellen (couronne des cellules chroma-

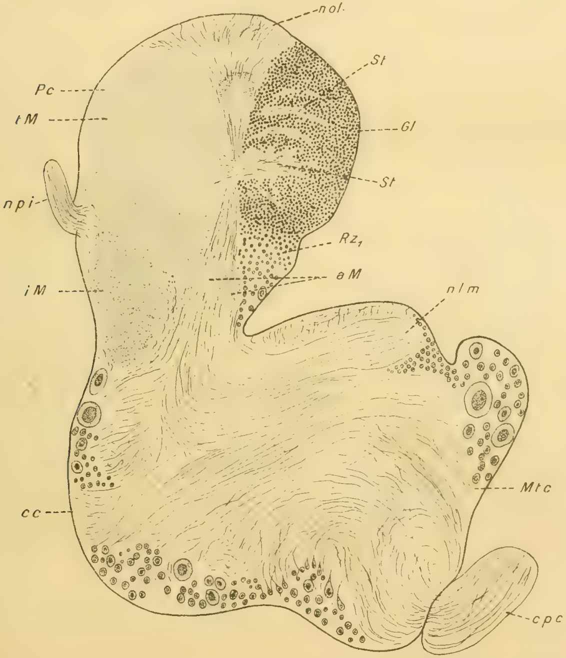


Fig. 2.

Flächenschnitt durch das rechte Cerebralganglion einer ausgewachsenen Schnecke. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^{4}/_{5}$ verkleinert.

tiques«). Haller beschreibt diese Zellen als sternförmig mit zweierlei Fortsätzen: erstens kurzen, durch welche die Zellen untereinander in Verbindung stehen, und zweitens längeren, die in die Markmasse eindringen und sich dort auflösen. Von einer solchen Multipolarität und einer Verbindung der chromatischen Zellen untereinander habe ich auch bei den besten Konservierungen nichts gesehen. Die Zellen liegen oft so dicht gedrängt, daß ihr Cytoplasma sich gegenseitig abplattet, und das kann ihnen eine Sternform geben und den Eindruck der Multipolarität erwecken. Niemals aber sind Plasmabrücken vorhanden, die von einer Zelle zur andern hinüberführen, sondern stets ist jede Zelle für sich scharf begrenzt. Von allen andern Autoren, welche diese Zellen histologisch untersucht haben, sind sie ebenfalls als unipolar beschrieben worden (vgl. Teil II, Abschnitt über Größe und Form der Ganglienzellen).

Die kleinen chromatischen Zellen schicken einen äußerst feinen Fortsatz der Markmasse zu. Dies läßt sich bei den dichtgedrängten Zellen im Innern des »Kranzes« nur schwer beobachten; dagegen erkennt man es leicht an Stellen, wo die Zellen weniger dicht liegen, z. B. an der inneren Grenze der Zellschicht und an ihrem vorderen und hinteren Rande. Die zarten Protoplasmafortsätze dringen nur selten einzeln oder zu feinen Bündeln vereinigt in die Markmasse ein; ihr Eintritt erfolgt in diesem Falle ziemlich gleichmäßig auf der ganzen der Ganglienzellrinde zugekehrten Seite der Markmasse (Textfig. 1). In den meisten Fällen vereinigen sich die Plasmafortsätze schon während sie durch die Zellrinde hindurchziehen zu stärkeren Bündeln, die dann auf dem kürzesten Wege in die gegenüberliegende Markmasse hineinziehen, um dort wieder auseinander zu strahlen. Durch die Bündel, die innerhalb der Zellrinde liegen, verliert diese ihr gleichförmiges Aussehen. Die Zellen sind zu einzelnen Gruppen zusammengedrängt, die infolge der Querrichtung der Faserbündel reihenweise angeordnet liegen (Textfig. 2 und 3). Jede Zelle schickt dem ihr zunächst liegenden Bündel ihre Achsenfaser zu. Nabias hat dieselben Anordnungsverhältnisse bei *Helix aspersa* gesehen, und er beschreibt sie mit folgenden Worten: »Les cylindre-axes, au lieu de pénétrer isolément se réunissent parfois en faisceaux et deviennent ainsi les axes de véritables grappes de cellules, comme si cette disposition avait pour but d'établir une harmonie fonctionnelle entre les groupements cellulaires.« Böhmig bezeichnet die Bündel treffend als Stiele der Zellrinde. Meistens sind mehrere solcher Stiele vorhanden (Textfig. 2 und 3 *St*), die entweder alle ziemlich gleich stark sind, oder unter denen einer durch besondere

Mächtigkeit hervorragt (Textfig. 2 *St*). Zuweilen wird nur ein einziger Stiel gebildet, in den von allen Seiten die Achsenfasern der chromatischen Zellen zusammenstrahlen und der aus der Mitte des Zellenlagers heraustritt. Einen solchen Fall zeigt Textfig. 12 *St*. Eine ähnliche Anordnung wie die auf dieser Figur dargestellte hat Böhmig dazu veranlaßt, als Vergleich das Bild eines Luftballons mit anhängender Gondel zu gebrauchen.

Bei ihrem Übertritt in die Markmasse kreuzen die Faserbündel der chromatischen Zellen Fasern, die zwischen der Zellrinde und der Markmasse in der Richtung der Längsachse des Protocerebrums verlaufen und dem Nervus olfactorius angehören.

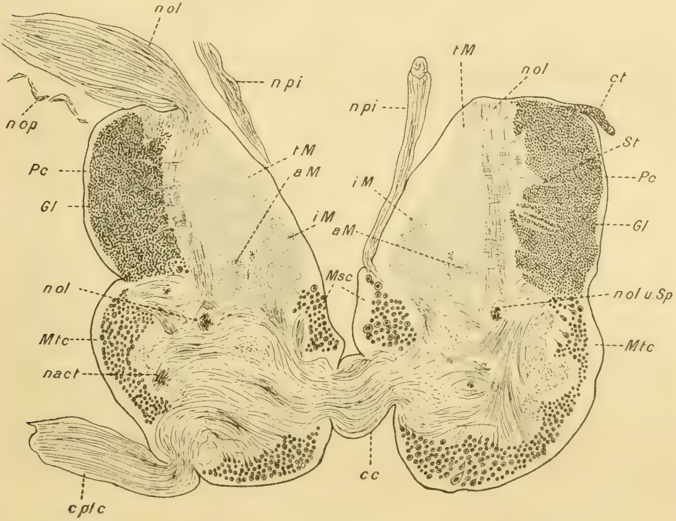


Fig. 3.

Flächenschnitt durch die Cerebralganglien einer jungen Schnecke. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 96. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Nabias erwähnt ein Faserbündel, das aus dem hinteren lateralen Teil der Zellrinde hervorgeht und nach hinten zieht in das Metacerebrum hinein, um an der Stelle zu enden, wo die Fasern des Nervus acusticus sich auflösen (Textfig. 3 *nact*). Ein solches Faserbündel hat sich bei *Helix pomatia* nicht auffinden lassen.

Am hinteren Rande des protocerebralen Zellenlagers gehen die kleinen Ganglienzellen allmählich in solche über, deren Plasmaleib etwas umfangreicher ist (Textfig. 2 Rz_1). Zunächst ist der Größenunterschied nur ganz gering, weiter nach der Grenze zum Metacerebrum hin jedoch nehmen die Zellen immer mehr an Umfang zu. Durch ihre ungleiche Größe sind sie leicht von den überall gleichgroßen chromatischen Zellen zu unterscheiden. Obgleich sie noch innerhalb der Grenzen des Protocerebrums liegen, sind sie doch schon dem Metacerebrum zuzurechnen. Sie sind nämlich nicht wie die chromatischen Zellen an der Bildung der protocerebralen Punktsubstanz beteiligt, sondern schicken ihre Achsenfasern am Rande der äußeren Markmasse entlang in die Punktsubstanz des Metacerebrums hinein. Am sichersten findet man diese Zellen auf medianen und höher liegenden Frontalschnitten. Sie liegen nicht immer so weit nach vorn wie auf Textfig. 2 Rz_1, sondern treten häufig erst auf der Grenze des Protocerebrums auf (Textfig. 1 rechts Rz_1).

An der inneren Seite des Protocerebrums am Grunde der terminalen Markmasse und seitlich von der inneren kommt zuweilen eine kleine Gruppe von Ganglienzellen vor (Textfig. 10 Rz_2). Diese Zellen liegen zwar auch wie die eben besprochenen in den Grenzen des Protocerebrums, gehören jedoch nicht zu diesem, sondern zum mittleren Gehirnabschnitt. Sie bilden eine direkte Fortsetzung der Zellrinde des Mesocerebrums, die sich etwas in den basalen Teil des Protocerebrums hineingeschoben hat. Die Fasern, die aus diesen Randzellen hervorgehen, wenden sich zum Teil nach innen und treten in die Commissur ein, an deren vorderem Rande sie entlang ziehen. Sie bilden einen Teil von dem von NABIAS als »faisceau pyramidal croisé« bezeichneten Faserbündel.

Das protocerebrale Zellenlager zeigt am vorderen äußeren Rande eine Verlängerung in Form eines feinen Stranges, der sich eine Strecke weit im Bindegewebe hinzieht und äußerlich betrachtet ganz das Aussehen eines Nerven hat (Textfig. 3 rechts *ct*, Textfig. 13 *ct*). So ist es zu verstehen, daß SCHMALZ, der den Strang durch Präparation feststellte und nicht histologisch untersuchte, ihn mit einem Nerven verwechselte. Er beschreibt ihn als Nervus cutaneus cephalicus: »An dem hinteren Rande (d. h. der oberen Kegelfläche des Protocerebrums) tritt noch ein Nerv aus, der bis jetzt noch nirgends erwähnt wurde. Deutlich zu sehen ist er nur bei ganz jungen Tieren, und hier hat er die Dicke des Nervus peritentacularis externus. An seiner Austrittsstelle ist er deutlicher zu erkennen, als in seinem späteren Verlauf. Er führt zur Haut in der Nähe des großen Fühlers, ich möchte ihn deshalb Nervus cutaneus cephalicus nennen.« Ein Schnitt durch den Strang (vgl. die Textfig. 3 und 13 *ct*) zeigt klar, daß er mit einem Nerven nichts zu tun hat. Er steht in keiner Verbindung mit der Punktsubstanz und zeigt in seinem Innern keine längsverlaufenden Fasern, sondern bildet die direkte Fortsetzung der Zellschicht der protocerebralen Zellrinde. Im Innern ist er vollkommen mit kleinen Zellen ausgefüllt, die alle von gleicher Größe sind und an Umfang, Form und Färbbarkeit mit den chromatischen Zellen übereinstimmen. Der Zellstrang bei *Helix* entspricht der von LACAZE-DUTHIERS bei *Testacella* geschilderten Verlängerung der Cerebralganglien. Er ist auch bei andern Schnecken gefunden worden, so bei *Paryphanta Hochstetteri* von BEUTLER und ist als Cerebraltubus gedeutet worden. Die Tatsache, daß der Cerebraltubus noch bei der erwachsenen *Helix* vorhanden ist, was auch schon von BEUTLER festgestellt wurde, steht im Gegensatz zu den Angaben PELSENEERS, wonach bei *Helix aspersa* der Cerebraltubus bald nach dem Ausschlüpfen des Tieres vollkommen verschwinden soll. Nähere Angaben über den Cerebraltubus bei *Helix pomatia* und *Arion empiricorum* sind bei BANG zu finden, der den Verlauf des Tubus im Bindegewebe verfolgte und ihn histologisch untersuchte.

Die terminale Markmasse (Textfig. 1—3 *tM*) hat die Gestalt eines Kegels. Seine Spitze ist nach dem vorderen Rande des Protocerebrums hin gerichtet und wird hier durch die austretenden Fasern des Nervus olfactorius begrenzt. Die Mantelfläche des Kegels grenzt nach drei Seiten hin an das umhüllende Bindegewebe, nämlich dorsal-, ventral- und medianwärts. Seine innere Grenze bilden die im Protocerebrum längsverlaufenden Faserbündel des Nervus olfactorius und die Schicht der chromatischen Zellen. Die terminale Markmasse stellt ein Netzwerk von so außerordentlicher Dichte und Feinheit dar, daß man sie homogen nennen möchte. Diese Feinheit erklärt sich aus der Beschaffenheit der Elemente, die die Markmasse bilden: sie ist die Verflechtung der äußerst zarten Achsenfasern der kleinen chromatischen Zellen, die, wie oben geschildert wurde, einzeln oder zu feinen oder gröberen Bündeln vereinigt in sie eindringen und in ihrem Innern nach allen Richtungen auseinander strahlen, um sich gegenseitig eng zu umschlingen und zu verflechten. Daher sieht man in der Markmasse auch niemals stärkere Nervenfasern. Hier und da sind in sie kleine ovale Kerne eingestreut, Neurogliakerne, die von BÖHMIG für Ganglienzellen gehalten wurden. Von einem Zusammenhang dieser Kerne mit Gliafasern ist nichts zu sehen. JAKUBSKI, der das Gliagewebe von *Arion* untersuchte, hat selbst bei Anwendung spezieller Methoden, z. B. der Färbung mit Eisenhämatoxylin und mit der Weigertschen Gliafärbemethode keine Gliafasern innerhalb der homogenen Markmasse nachweisen können, sondern er hat stets nur einzelne isolierte Kerne gefunden.

Gegen die terminale Markmasse schiebt sich die innere Markmasse von hinten her wie ein Keil vor (Textfig. 1—3 *iM*). Die Spitze dieses Keiles ist, wie am besten auf Textfig. 2 und Textfig. 1 links zu erkennen ist, gegen die Medianlinie gerichtet. Dort wo die innere Markmasse mit der terminalen zusammenstößt, ist das Gewebe lockerer, und es zieht sich so an ihrem vorderen inneren Rande ein heller Streifen hin, der eine deutliche Begrenzung gegen die terminale Markmasse bildet. Auf den Textfig. 1—3 sieht man die helle Linie von der Mitte der Innenseite des Protocerebrums etwa schräg nach innen hinten ziehen, bis sie eine Art Spalt erreicht, der die innere Markmasse gegen die äußere begrenzt. In diesem Spalt liegt eine Gruppe von sehr kleinen Zellen, die auf den betreffenden Textfiguren angedeutet sind. Nabias bezeichnet sie als »cellules intermédiaires« und deutet sie als chromatische Zellen. Sie sind auch von Jakubski bei *Arion* gesehen worden, doch hält er sie für Gliazellen; denn sie entsprechen jedenfalls dem starken »Gliazellenstrang«, den er auf der Grenze der Punktsubstanz der »sensorischen Hügel« und der übrigen Centralfasermasse der Cerebralganglien beschreibt. Auch an der Basis ist die innere Markmasse fast überall scharf begrenzt, wie ein Blick auf die Textfig. 1 links, 2 und 3 lehrt. Sie stößt hier an querverlaufende Fasern des Metacerebrums. Textfig. 1 rechts dagegen zeigt einen allmählichen Übergang ihres Netzwerks in die gröbere Punktsubstanz des Metacerebrums. Auf der Textfig. 3 links ist die Basis der inneren Punktsubstanz jederseits in eine Spitze ausgezogen. Aus der nach dem Mesocerebrum hin gerichteten Spitze tritt ein Faserbündel heraus, das durch die Commissur zieht, deren vorderen Teil es einnimmt und im Neuropil des Metacerebrums der andern Seite sich auflöst. Ein gleiches Bündel geht aus der äußeren Spitze hervor, doch strebt dieses der metacerebralen Punktsubstanz des eigenen Ganglions zu. Diese Beobachtung deckt sich mit den Angaben Hallers. Er beschreibt ebenfalls feinste Faserbündel, die aus dem hinteren Ende der Markmasse hervorgehen und in derselben oder der anderseitigen Hirnhälfte sich auflösen. Die Stelle in der metacerebralen Punktsubstanz, wo sie enden, bezeichnet er als »sensorisches Vereinsgebiet«; sie liegt im vorderen Teile des Metacerebrums. Die Verbindungsfasern, die zum anderseitigen Ganglion hinüberziehen, heißen bei ihm Globularcommissur. Nabias hat einen Zusammenhang der Faserbündel der inneren Markmasse mit Zellen der metacerebralen Rindenschicht an der Basis des Protocerebrums sowohl im Ganglion derselben Seite wie im anderseitigen Ganglion gefunden.

Die innere Markmasse würde sich auch ohne scharfe Grenzen von den beiden andern Markmassen des Protocerebrums deutlich abheben. Sie besitzt ein dichteres Gewebe als die beiden andern, was daran zu erkennen ist, daß sie sich bei Anwendung von Farbstoffen, z. B. Methylenblau oder Eisenhämatoxylin, dunkler färbt als jene. Die Gleichförmigkeit ihres Gewebes wird durch eingestreute Neurogliakerne unterbrochen.

Die äußere Markmasse (Textfig. 1—3 *aM*) ist am wenigsten scharf umschrieben. Eine deutliche Grenze besitzt sie nur an ihrer inneren Seite gegen die innere Markmasse hin durch den obenbeschriebenen Spalt. Aus den Textfig. 1—3 geht hervor, daß ihre Form nicht so einfach ist wie die der beiden andern Markmassen: je nach der Höhe der Schnittebene zeigt sie ein ganz verschiedenes Aussehen. Auf der Textfig. 3, die von den drei erwähnten Figuren den höchsten Schnitt darstellt, erscheint sie als ein deutlich umschriebenes, fast eiförmiges Gebilde. Betrachtet man die Figuren weiter in der Reihenfolge ihrer Schnittlage von oben nach unten, so erkennt man, daß der Umfang der äußeren Markmasse immer mehr wächst. Auf Textfig. 1 links ist sie schon größer als auf Textfig. 3, noch mehr hat ihr Umfang auf Textfig. 1 rechts zugenommen, und auf der Textfig. 2 endlich hat sich ihre vordere Seite tief in die Furche zwischen der terminalen Markmasse und der Rindenschicht hineingeschoben, so daß sie vorn fast bis zur Austrittsstelle des Nervus olfactorius reicht. Nabias beschreibt ihr vorderes Ende als concav. »L'extrémité antérieure concave a la forme d'un calice, où s'enchasse en partie la masse médullaire terminale.« Die Größenzunahme, die die Markmasse ventralwärts erfährt, beruht, wie aus den Figuren hervorgeht, neben ihrer Ausdehnung nach vorn auch darauf, daß sie sich nach hinten immer tiefer in die metacerebrale Fasermasse einsenkt. Das Extrem ist auf der Textfig. 2 erreicht; hier sieht man aus dem hinteren Rande der Markmasse zahlreiche Fasern hervorgehen, die sich nach den verschiedensten Richtungen hin ausbreiten. Die äußersten Fasern verlieren sich im Ursprungsgebiet des mittleren Lippennerven, die mittleren vermischen sich mit den Fasern des Pedalconnectivs und die inneren wenden sich der Commissur zu. Außerdem steht die äußere Markmasse auch noch mit dem

Cerebropleuralconnectiv in Faserverbindung. Eine Verbindung mit dem Cerebrobuccalconnectiv, die Nabias noch erwähnt, ist bei ***Helix pomatia*** nicht vorhanden.

Aus der Textfig. 1 rechts geht hervor, daß die äußere Markmasse nach vorn eine im vorderen Teil des Metacerebrums gelegene Höhlung abschließt (Textfig. 1 *Sp*), die von Nabias als »boutonnière« beschrieben worden ist. (Näheres darüber beim Metacerebrum.)

In ihrer Struktur unterscheidet sich die äußere Markmasse wesentlich von der terminalen und der inneren. Sie besitzt ein bedeutend lockereres Gewebe und erscheint infolgedessen viel weniger homogen als jene. Auch sie weist Neurogliakerne in ihrem Innern auf.

Aus der Spitze des Protocerebrums treten zwei Nerven hervor, der starke Nervus olfactorius (Textfig. 1—3 *nol*) und der bedeutend schwächere Nervus peritentacularis externus (Textfig. 13 *npe*), der nahe am Ganglion von dem Nervus olfactorius abzweigt. Aus dem inneren Rande des Protocerebrums tritt der Nervus peritentacularis internus (Textfig. 2 und 3 *npi*) heraus, und aus seiner Oberseite endlich, nahe der Grenze gegen das Metacerebrum entspringt ein äußerst feiner Nerv, der dicht über dem Protocerebrum hin nach seiner vorderen Spitze verläuft: der Nervus opticus (Textfig. 3 *nop*). Keiner von diesen Nerven hat seine Wurzel im Protocerebrum. Ihr Verlauf kann daher erst später geschildert werden.

Endlich wäre noch etwas über die Bedeutung des ersten Gehirnabschnittes zu sagen, doch kann das erst geschehen, nachdem der Verlauf der Sinnesnerven einer genauen Betrachtung unterzogen worden ist (vgl. S. 56).

Das Mesocerebrum (*Msc*).

Das Mesocerebrum, der mittlere Gehirnabschnitt Hallers, Böhmigs III. Abschnitt, wird von Schmalz als ein nierenförmiges oder eiförmiges Gebilde beschrieben, »das in seiner Gestalt größeren Änderungen unterworfen ist, als die andern Teile des Ganglions«. Es liegt medianwärts vom Protocerebrum und bildet mit diesem »an der gemeinsamen Ansatzstelle einen tiefen Sattel, der sich meist in Gestalt einer Einsenkung auf dem Ganglion weiter nach hinten zieht«. Dasselbe ist durch Schnitte festzustellen, wie die Textfig. 4 und 1 beweisen. Dorsalwärts springt das Mesocerebrum über die Ebene der Commissur hinaus vor.

Von den Autoren, die die Cerebralganglien von ***Helix*** auf ihren inneren Bau hin untersucht haben, wird unter dem Mesocerebrum durchweg ein größerer Ganglienabschnitt verstanden als bei SCHMALZ, indem noch ein Teil des Metacerebrums in die Grenzen desselben einbezogen wird. In BÖHMIGS Beschreibung entspricht nur der als obere Hälfte bezeichnete Teil des mittleren Gehirnabschnitts dem von SCHMALZ beschriebenen Mesocerebrum, während seine untere Hälfte der Zellrinde des von SCHMALZ als medianen Wulst des Metacerebrums bezeichneten Ganglienteils gleichkommt; denn BÖHMIG sagt von dieser unteren Hälfte, daß sie einen Rindenbelag von Zellen habe, welcher einer Punktsubstanz aufliege, die der Abteilung I zugehöre. Dasselbe geht aus seiner Fig. 4, Tab. II hervor, die einen Frontalschnitt durch das Ganglion darstellt. Den gleichen Umfang hat das Mesocerebrum in der HALLERschen Beschreibung. Er unterscheidet die beiden medianen Zapfen, die dem SCHMALZschen Mesocerebrum gleichzusetzen sind, von dem hinteren Teil des medianen Abschnitts, der »durch eine Mittelfurche in einen inneren und äußeren Lappen abgeteilt wird«. Es kann hier der äußere Lappen wieder nur dem medianen Wulst des Metacerebrums nach SCHMALZ entsprechen. Dies geht sowohl aus seiner Textfig. 1 hervor, die eine allerdings der Natur wenig entsprechende Totalansicht der Ganglien darstellt, wie aus der ersten Tafelfigur, die die Ganglien im Frontalschnitt zeigt. Am weitesten zieht NABIAS die Grenzen des Mesocerebrums, indem er nicht nur wie die beiden vorher erwähnten Autoren die Ganglienzellrinde des medianen Wulstes nach SCHMALZ hinzurechnet, sondern auch noch Zellen, die an der äußeren Seite des Metacerebrums gelegen sind, an der Basis des Protocerebrums »dans l'espace qui domine la voûte des deux connectifs«. So umfaßt der mittlere Gehirnabschnitt nach ihm drei Teile: 1. La masse ganglionnaire commissurale = Mesocerebrum von SCHMALZ, 2. la masse ganglionnaire corticale = Rindenschicht des medianen Wulstes und 3. la masse des cellules latérales = Zellen oberhalb der zweiten und dritten Ausbuchtung des Metacerebrums nach SCHMALZ. In den folgenden Ausführungen ist das Mesocerebrum ebenso eng gefaßt wie bei SCHMALZ, da meines Erachtens die Einheit des Metacerebrums gestört wird, wenn man einen Teil seiner Rindenschicht in den mittleren Gehirnabschnitt einbezieht.

Ein Frontalschnitt durch die dorsale Kuppe des Mesocerebrums (Textfig. 5 und 7 *Msc*) zeigt, daß diese erfüllt ist von verhältnismäßig großen, untereinander ziemlich gleichen Ganglienzellen. Auf tieferen Schnitten treten neben den großen Zellen auch mittelgroße und kleine auf (Textfig. 4 *Msc*), die namentlich an der dem Protocerebrum zugewandten Seite des Mesocerebrums liegen. Die großen Zellen sind unipolar; selten findet sich eine bipolare unter ihnen. Sie vereinigen ihre Achsenfasern zu einem starken Bündel (Textfig. 4, 10 und 11 *PB*), das in das Metacerebrum zieht und seiner Form wegen von NABIAS »faisceau pyramidal direct« genannt worden ist. Nur am medianen Rande schicken einige Zellen ihre Fasern in entgegengesetzter Richtung durch die Commissur ins anderseitige Ganglion. Zu einer Verflechtung und Auflösung der Zellfortsätze innerhalb des Mesocerebrums kommt es nicht, daher fehlt diesem Gehirnabschnitt im Gegensatz zu den andern und zu andern Ganglien die Punktsubstanz.

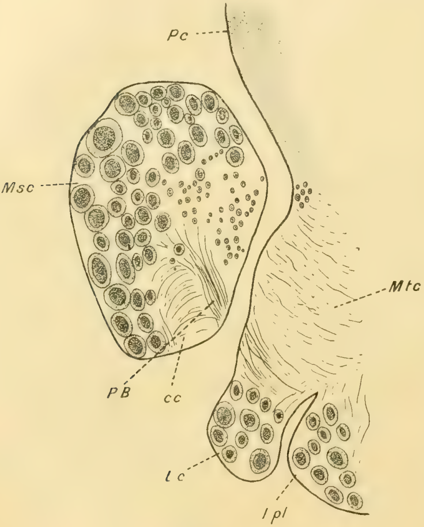


Fig. 4.

Teil eines Flächenschnitts durch das rechte Cerebralganglion einer ausgewachsenen Schnecke: Schnitt durch das Mesocerebrum. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Aus der Unterseite des Mesocerebrums tritt die starke Quercommissur hervor. Die Lage ihrer Austrittsstelle variiert: sie liegt bald dem medianen Rande des Mesocerebrums, bald seiner metacerebralen Grenze näher; niemals aber liegt sie so weit nach außen wie SCHMALZ angegeben hat, der die Commissur erst aus der Unterseite des Metacerebrums entspringen läßt. BANG hat die Austrittsstelle der Commissur im Mesocerebrum durch Präparation feststellen können.

In seiner ausgeprägten Gestalt, so wie sie von SCHMALZ geschildert worden ist, findet sich das Mesocerebrum erst bei ausgewachsenen Schnecken. Bei jungen Schnecken dagegen ist die eiförmige Vorwölbung am medianen Rande des Metacerebrums noch nicht vorhanden; es liegt vielmehr innerhalb der Grenzen des Metacerebrums ein Komplex von Ganglienzellen, der dem Mesocerebrum der älteren Tiere entspricht. Diese Verhältnisse sind auf Textfig. 3 (*Msc*) dargestellt, die einen Schnitt durch die Cerebralganglien einer einjährigen Schnecke darstellt. Der Größenunterschied der Zellen des mittleren und des hinteren Gehirnabschnitts ist hier noch kaum bemerkbar; es ist also mit dem späteren Wachstum der Ganglien eine außerordentliche Vergrößerung der mesocerebralen Zellen verbunden. Gleichzeitig mit dem Anwachsen der Zellen aber muß eine Größenzunahme des Raumes erfolgen, den sie einnehmen, und diese kann nur dadurch erreicht werden, daß sich an jedem Ganglion eine Vorwölbung nach außen bildet. Mithin sind die Mesocerebra nichts andres als vorgeschobene Teile der metacerebralen Zellrinde, was auch darin seine Bestätigung findet, daß ihnen die Punktsubstanz fehlt.

Das Metacerebrum (*Mtc*).

Für die äußere Morphologie des Metacerebrums gilt die Beschreibung, die Schmalz dafür gegeben hat: »Ungefähr im rechten Winkel legt sich der dritte und größte der drei Ganglienabschnitte — der I. Abschnitt Böhmigs, das Metacerebrum Meisenheimers — den beiden andern an. Beide Autoren nennen seine Form »verzerrt scheibenförmig«. Grob ausgedrückt hat er eine Mittelform zwischen einer Ellipse und einem Rechteck. Die Außenseite dieses Teils ist charakterisiert durch meist drei kleine wulstartige Ausbuchtungen, die sich gegen die Ganglienmitte in eine Ebene ausgleichen. Der mediane Wulst ist am umfangreichsten . . . Der zweite Wulst verjüngt sich an seinem äußeren Rand in das Cerebropleuralconnectiv. Diesem benachbart verläßt am inneren Rand der dritten Ausbuchtung das Cerebropedalconnectiv scharf abgesetzt das Ganglion.« (Man vgl. dazu die Fig. 2 *a* bei Schmalz.)

Es sei an dieser Stelle auf die Ausführungen über den Umfang des Mesocerebrums verwiesen (S. 42), aus denen ohne weiteres folgt, daß unter dem Metacerebrum von den dort genannten Autoren ein kleinerer Gehirnabschnitt verstanden wird, als von Schmalz. Bei Nabias, der es Postcerebrum nennt, umfaßt es nur die beiden Ausbuchtungen, aus denen die Connective hervorgehen. Für diese Ausbuchtungen hat Nabias, den Namen der Connective entsprechend, die Bezeichnungen »lobe viscéral« und »lobe pédieux« eingeführt. Es erinnern diese Bezeichnungen an die von v. Ihering 1877 gebrauchten, der an den Cerebralganglien von *Stenogyra* (*Bulimus*) *decollata* schon einen visceralen und einen pedalen Lappen unterschieden hat. In den folgenden Ausführungen sind diese Lappen als Pleural- und Pedallobus bezeichnet worden, wobei der Pleurallobus dem zweiten, der Pedallobus dem dritten Wulst in der Schmalzschen Beschreibung entspricht.

Den noch übrigen dritten Wulst, den medianen nach Schmalz, werde ich Commissurallobus nennen wegen seiner Beziehungen zur Commissur. Haller unterscheidet im Metacerebrum zwei Bezirke, einen vorderen, der etwa dem Pedallobus entspricht, und einen pleuralen, der mit dem Pleurallobus identisch ist. Der Commissurallobus ist dem äußeren hinteren Lappen des mittleren Gehirnabschnitts in der Beschreibung Hallers gleichzusetzen.

Der hintere Ganglienabschnitt unterscheidet sich in seinem inneren Bau sehr wesentlich von den beiden vorher beschriebenen. Während das Mesocerebrum sich nur aus Ganglienzellen zusammensetzt und im Protocerebrum Zellenlager und Punktsubstanz nebeneinander liegen, enthält das Metacerebrum einen centralen Ballen von Punktsubstanz, der rings von einer Rindenschicht aus Ganglienzellen umhüllt wird (Textfig. 1—3 *Mtc*). Die Rinde ist nicht überall gleich dick; ihre größte Mächtigkeit erreicht sie in den vorgewölbten Teilen der drei Wülste. Die Zellen, aus denen sie sich zusammensetzt, sind an Größe verschieden, doch sind die Größenunterschiede bei weitem nicht so bedeutend wie in andern, noch zu besprechenden Ganglien.

Jeder der drei Wülste des hinteren Gehirnabschnitts ist durch die Größe seiner Zellen mehr oder weniger charakterisiert. Der Commissurallobus zeichnet sich aus durch zahlreiche, verhältnismäßig große Zellen, die einen Durchmesser von etwa 100 μ haben (Textfig. 4 und 5 *lc*). Diese erinnern uns an die gleichmäßig großen Ganglienzellen, die wir im Mesocerebrum kennen gelernt haben, denen sie sowohl in der Form wie in der Größe entsprechen, und diese Übereinstimmung ist wohl der Grund dafür gewesen, weshalb der Commissurallobus bisher allgemein dem Mesocerebrum zugerechnet worden ist. Die großen Zellen liegen namentlich an der Seite des Lobus, die nach dem Mesocerebrum hingewandt ist, während nach dem Pleurallobus hin die Zahl der kleinen Zellen immer mehr zunimmt. Ihre Anordnung ist so wie überall da, wo in der Ganglienrinde Zellen verschiedener Größe vorkommen, nämlich daß die größeren Zellen am weitesten nach außen, die kleinsten der Punktsubstanz zunächst liegen. Haller hat den Bau der Rinde des Commissurallobus, die er für eine motorische hält, eingehend beschrieben. Danach sollen alle Zellen derselben, die großen sowohl wie die kleinen, multipolar sein und »außer ihrem großen Fortsatz noch zahlreiche kleinere an ihrem übrigen Zellkörper besitzen«. Während der große Fortsatz in die Punktsubstanz zieht, sollen »die andern am Zelleib ein pericelluläres Netz zustande bringen, durch dessen Vermittlung die großen Zellen untereinander zusammenhängend, eine einheitliche Aktion ermöglichen«. Solche multipolare Zellen habe ich in der Rinde des Commissurallobus niemals gefunden, ebensowenig das von Haller beschriebene pericelluläre Netz, sondern stets nur unipolare Zellen, höchstens hin und wieder eine bipolare dazwischen. (Näheres über die Form der Ganglienzellen in Teil II.)

Die Rinde des Pleurallobus ist charakterisiert durch gleichmäßig große Zellen, die einen Durchmesser von etwa 10—20 μ haben, mithin zu den kleinen Ganglienzellen zu rechnen sind. Sie liegen ziemlich dicht gedrängt (Textfig. 1 *lpl*). Es kommen auch größere Zellen unter ihnen vor, doch nur vereinzelt und namentlich nach der medianen Grenze hin. Auch die Rinde des Pedallobus setzt sich in der Hauptsache aus kleinen, dicht gedrängten Ganglienzellen zusammen, wie Textfig. 11 zeigt, doch sind die größeren Zellen in ihr zahlreicher vertreten als im Pleurallobus. So ist z. B. eine Gruppe von mittelgroßen Zellen im vorderen dorsalen Teile des Lobus enthalten, die auch Haller erwähnt. Das, was den Pleurallobus charakterisiert, die Gleichmäßigkeit in der Größe der Zellen seiner Rindenschicht, fehlt also dem Pedallobus. Diese Verschiedenheit im Bau der beiden Loben ist jedoch nur wenig ausgeprägt, und man hat daher keine Veranlassung, ihr eine Bedeutung beizumessen, wie es Haller getan hat, der in dem pleuralen Bezirk des hinteren Gehirnabschnitts der Textur seiner Rinde wegen einen fremden Zuschuß an die Cerebralganglien, nämlich den angeschlossenen vorderen Teil der Pleuralganglien vermutete.

Die Rindenschicht des Metacerebrums besitzt zwei Zellen, die gegenüber allen andern Zellen der Cerebralganglien durch ihre außerordentliche Größe auffallen. Sie sind von Haller als obere und untere Riesenzellen bezeichnet worden. Bei *Helix* treten sie mit einer derartigen Regelmäßigkeit auf, daß immer, wenn man eine von ihnen in dem einen Ganglion festgestellt hat, man sicher sein kann, im anderseitigen Ganglion an ganz derselben Stelle eine Zelle von gleicher Größe und gleicher Form zu finden. Nabias hat sie darum als »cellules fixes et symétriques« bezeichnet. Er hat sie nicht allein bei drei Species von *Helix* (*pisana*, *aspersa* und *pomatia*) gefunden, sondern auch noch bei drei andern Pulmonaten, nämlich bei *Arion rufus*, *Zonites algirus* und *Limax maximus*. Das regelmäßige Auftreten dieser Zellen ist ihm ein Beweis für die vollkommene Symmetrie in den Nervenelementen bei den Gasteropoden. »Cette symétrie qui va jusqu'à la cellule ellemême, symétrie presque aussi frappante que celle que présentent les deux premières cellules de segmentation de l'œuf, est d'autant plus intéressante à constater chez les Gastéropodes, que leur cerveau a toujours été considéré comme asymétrique, à cause de la sortie du nerf pénial à droite.« NABIAS geht sogar so weit, diesen Zellen die Bedeutung von richtigen Organen beizulegen: »On peut leur attribuer la signification de véritables organes adaptés à une fonction fixe; car, elles sont aussi constantes que le cerveau lui-même.«

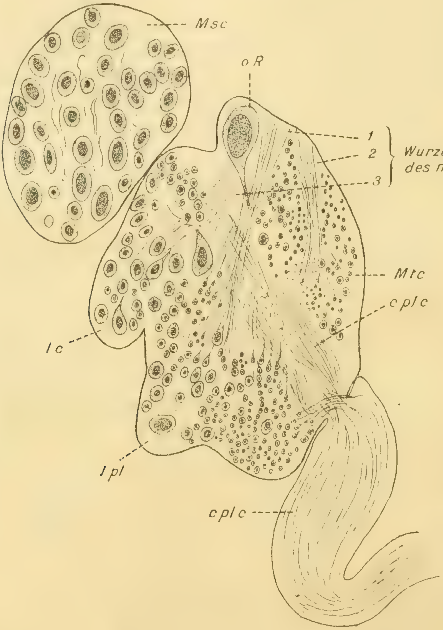


Fig. 5.

Dorsaler Flächenschnitt durch das Mesocerebrum (*Msc*) und Metacerebrum (*Mtc*) des rechten Cerebralganglions einer ausgewachsenen Schnecke. Die dorsalen Wurzelbündel des Nervus olfactorius (*nol*). Lage der oberen Riesenzelle (*oR*). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Die obere Riesenzelle (Textfig. 5 und 7 *oR*) liegt an der dorsalen Peripherie des Metacerebrums weit vorn, dort wo dieses mit dem Protocerebrum zusammenstößt. Vor und neben ihr verlaufen, wie die Textfig. 7 zeigt, Faserbündel des Nervus peritentacularis internus (*npi*), der etwas tiefer aus der medianen Seite des vorderen Gehirnabschnitts hervortritt. Weil die obere Riesenzelle stets neben den Wurzelfaserbündeln des Nervus peritentacularis internus liegt, hat NABIAS sie als »satellite du nerf péritentaculaire interne« bezeichnet. Der Name Riesenzelle, den **Haller** ihr beigelegt hat, hat insofern Berechtigung, als sie im Vergleich zu den Zellen, die in ihrer Nähe liegen, eine außergewöhnliche Größe besitzt. Ihr Durchmesser beträgt etwa 160 μ, während die Zellen, die auf Textfig. 7 hinter ihr liegen, einen Durchmesser von nur 10—20 μ haben. Verglichen mit den eigentlichen Riesenzellen unter den Ganglienzellen von *Helix*, die wir in den Eingeweideganglien noch kennen lernen werden, kommt ihr der Name allerdings nicht zu. Die Zelle sendet einen starken Fortsatz aus, der nach hinten zieht, einem der Faserbündel des Nervus peritentacularis internus parallel (Textfig. 7) und in den Pleurallobus eintritt. Dort hat er sich nicht weiter verfolgen lassen. **Haller** gibt an, daß sich bei *Limax* der starke Hauptfortsatz der vorderen Riesenzelle gabelt und daß einer der Gabeläste in das Cerebropleuralconnectiv, der andre in den vierten Nerven, (der dem Nervus peritentacularis externus oder dem Nervus opticus entspricht), zieht. Ein kleiner Seitenast des letzteren gelangt in das sensorische Vereinsgebiet.

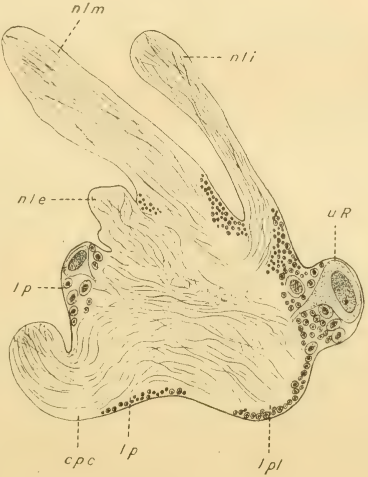


Fig. 6.

Flächenschnitt durch den ventralen Teil des Metacerebrums des linken Cerebralganglions einer ausgewachsenen Schnecke. Lage der unteren Riesenzelle (*uR*). Oc. I. Obj. III. Vergr. 80. Auf 4/5 verkleinert.

Mehr noch als die obere Riesenzelle fällt die untere ins Auge (Textfig. 6 *uR*). Sie liegt am vorderen ventralen Rande des Pedallobus in der Gegend der Austrittsstelle des inneren Lippennerven, wie aus Textfig. 6 hervorgeht. Stets übertrifft sie die obere Riesenzelle an Größe. Sie kann einen Durchmesser von 200 μ erreichen, meistens ist sie jedoch etwas kleiner. Ihre Größe tritt um so mehr hervor, als sie von bedeutend kleineren Zellen umgeben wird, die sich dicht an sie herandrängen. Nach außen liegt sie der Peripherie eng an und füllt einen kleinen Vorsprung in der Unterfläche des Pedallobus fast völlig aus. Ihre starke

Achsenfaser gabelt sich stets, gleich nachdem sie die Punktsubstanz erreicht hat. Nach **Nabias** soll einer der Gabeläste sich im Pedallobus verzweigen, der andre soll die Commissur durchlaufen und sich im entsprechenden Lobus des anderseitigen Ganglions auflösen. Ich habe beide Gabeläste nicht über den Lobus hinaus verfolgen können. **Haller** hat bei *Limax* beobachtet, daß ein Gabelast in den 7. Nerven, der wohl dem mittleren Lippennerven entspricht, eintritt.

Die Gestalt des Punktsubstanzballens im Innern des Metacerebrums entspricht im großen und ganzen derjenigen des Ganglienabschnitts, doch ist sie etwas mehr abgerundet, da die Ausbuchtungen, die das Metacerebrum äußerlich zeigt, größtenteils von Zellen erfüllt sind. In ihrer Struktur unterscheidet sie sich sehr wesentlich von den Markmassen des Protocerebrums. Die Feinheit und Homogeneität, die wir als Charakteristikum jener Markmassen kennen gelernt haben, fehlt ihr; sie ist grobfaserig und unregelmäßig gebaut. Feinere und gröbere Fasern, die oft zu stärkeren Bündeln vereinigt sind, durchziehen sie nach allen Richtungen. Von diesen wird erst bei Besprechung der einzelnen Nerven die Rede sein.

Auf Flächenschnitten durch den dorsalen Teil der Ganglien fällt am vorderen Rande der Punktsubstanz gleich hinter der inneren Markmasse des Protocerebrums eine runde bis ovale Höhlung auf (Textfig. 1 und 3 *Sp*), in dem ein quergeschnittenes Faserbündel liegt. Diese Höhlung ist der Querschnitt eines kurzen Spaltes innerhalb der Fasermasse, der eine nahezu vertikale Lage von dorsal vorn nach ventral hinten hat und etwa in mittlerer Höhe endet. In ihm verläuft ein Faserbündel des Nervus olfactorius (*nol*), das seiner Richtung folgt und sich in ihm mit Fasern des mittleren Lippennerven kreuzt. **Nabias** hat diesen Spalt, den er »boutonnière« nennt, auch bei *Arion*, *Zonites* und *Limax* wiedergefunden. Er sieht in ihm etwas so Charakteristisches, daß er von ihm sagt: »Elle suffit à elle seule pour caractériser l'organisation du cerveau de ces animaux.« **Böhmig** hat ihn auf seiner Fig. 4 Tab. II dargestellt, doch erwähnt er ihn im Text nicht.

Die Punktsubstanz des Metacerebrums zusammen mit den sie umschließenden Ganglienzellen ist in physiologischer Beziehung als die eigentliche Centrale des ganzen Nervensystems aufzufassen. Alle andern Centren desselben stehen mit ihr in Verbindung: die unter dem Schlund gelegenen Ganglien durch die schon mehrfach erwähnten starken Cerebropleural- und Cerebropedalconnective, die Buccalganglien durch die Cerebrobuccalconnective, die aus der Unterseite der Pedalloben hervortreten. Sämtliche Nerven der Cerebralganglien haben ihre Wurzeln im Metacerebrum. Es sind dies außer den vier Nerven, die schon beim Protocerebrum erwähnt wurden, fünf Nerven, die direkt aus dem Metacerebrum kommen: Am ventralen Rande des Pedallobus treten die drei starken Lippennerven aus; aus dem Winkel zwischen dem Pleural- und Pedallobus tritt der feine Nervus acusticus heraus, und am seitlichen Rande des Pedallobus etwas höher als der äußere Lippennerv entspringt der feine Nervus arteriae cerebralis. Der von Schmalz beschriebene Nervus arteriae cerebralis, der aus der Dorsalseite des Pedallobus vor der Austrittsstelle des Connectivs hervorgeht, hat sich als eine zweite Commissur zwischen den beiden Cerebralganglien herausgestellt, die der Subcerebralcommissur niederer Formen entspricht.

Die Cerebralnerven.

Nervus olfactorius und Nervus peritentacularis externus (*nol* und *npe*).

Der Nervus olfactorius, der stärkste Nerv der Cerebralganglien, tritt aus der vorderen Spitze des Protocerebrums heraus. Er führt die Fasern des Nervus peritentacularis externus in sich, der gleich nach seinem Austritt aus dem Protocerebrum von ihm abzweigt. Die beiden Nerven müssen darum hier zusammen betrachtet werden. Der Nervus opticus, der nach Schmalz ebenfalls ein Seitennerv vom Nervus olfactorius sein soll, hat sich durch die mikroskopische Untersuchung als ein von der Wurzel an selbständiger Nerv erwiesen, der erst von der Spitze des Protocerebrums an einen mit dem Nervus olfactorius gemeinsamen Verlauf hat.

Um den Faserverlauf des Nervus olfactorius kennen zu lernen, benutzt man zunächst mit Vorteil Flächenschnitte durch den dorsalen Teil des Metacerebrums, dicht unter der dorsalen Zellschicht, wie sie die Textfig. 5 und 7 darstellen. Die Textfig. 5 zeigt uns drei starke Wurzelfaserbündel des Nerven; alle drei gehen aus großen und kleinen Ganglienzellen der oberen Rindenschicht des Metacerebrums hervor: das stärkste mittlere (1) Bündel hat seinen Ursprung im Pleurallobus, das äußere (rechte [2]) in der Dorsaldecke vor dem Pleurallobus und das innere (linke [3]) im Commissurallobus. (Die Textfig. 7 zeigt nur zwei von den Bündeln.) Wir können diese drei Bündel wegen ihrer hohen Lage als die oberen Wurzeln des Nervus olfactorius bezeichnen. Sie entsprechen dem »faisceau ascendant postérieur ou supérieur«, das Nabias beschrieben hat. Wie aus Textfig. 5 hervorgeht, ziehen sie nach vorn und vereinigen sich an der Grenze von Proto- und Metacerebrum zu einem starken Stamm (s. Textfig. 7), der im dorsalen Teile des Protocerebrums über der Punktsubstanz her nach vorn verläuft und so den dorsalen Teil oder die dorsale Wurzel des Nervus olfactorius bildet.

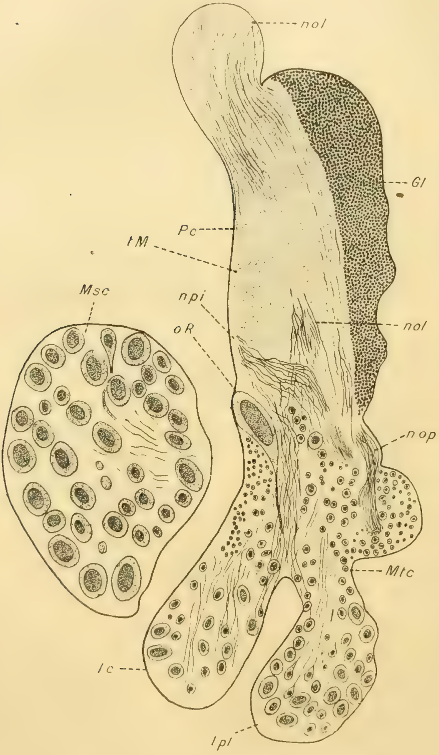


Fig. 7.

Dorsaler Flächenschnitt durch das rechte Cerebralganglion einer ausgewachsenen Schnecke. Dorsale Wurzeln des Nervus peritentacularis internus (*npi*), des Nervus olfactorius (*nol*) und des Nervus opticus (*nop*). Lage der oberen Riesenzelle (*oR*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^4/_5$ verkleinert.

An der Zusammensetzung dieser Wurzel ist außer den drei oberen Wurzelbündeln noch ein viertes beteiligt, dessen Ursprungszellen tiefer, etwa in mittlerer Höhe liegen. Den ersten Teil seines Verlaufs zeigt uns Textfig. 10 *nol*. Seine Ursprungszellen sind allerdings nicht getroffen, da sie tiefer liegen als die Schnittebene, doch läßt die Richtung der Fasern auf ihre Lage am inneren Rande des Pleurallobus schließen. Von hier zieht das Faserbündel im Metacerebrum nach vorn unter den Fasern, die zum Cerebropleuralconnectiv ziehen, hinweg und erreicht nicht weit vom vorderen Rande des Metacerebrums den oben beschriebenen Spalt in der Punktsubstanz (vgl. S. 50); es verläuft in diesem entlang (Textfig. 3 *nol* und *Sp*) zur Dorsalseite des Ganglions und vereinigt sich am hinteren Rande des Protocerebrums mit den oberen Wurzelbündeln zum dorsalen Wurzelstamm des Nervus olfactorius. Das eben beschriebene Bündel können wir wegen seines Verlaufs im Innern des Ganglions als inneres Wurzelbündel bezeichnen. Es enstpricht dem von NABIAS als »faisceau ascendant antérieur ou inférieur« beschriebenen Bündel.

Außer der dorsalen Wurzel hat der Nervus olfactorius noch eine starke ventrale. Auf medianen Schnitten durch das Protocerebrum sieht man stets in der Furche zwischen den Markmassen und dem Zellenlager Fasern des Nerven entlang laufen; auf Schnitten, die eine ventrale Lage haben, hat sich ihre Anzahl bedeutend vermehrt; sie füllen einen breiten Raum neben der Markmasse aus (s. Textfig. 12 *nol*) und laufen ventralwärts unter dieser her. Diese Fasern gehören zur ventralen Wurzel des Nervus olfactorius, die sich an der Spitze des Protocerebrums mit der dorsalen zum Nervenstamm vereinigt. Sie erhält ihre Fasern aus allen Teilen des Metacerebrums. Größtenteils haben die Fasern ihren Ursprung in der Punktsubstanz desselben, besonders in der des vorderen Teils, dem sensorischen Vereinsgebiet HALLERS. Andre kommen aus dem hinteren Teil der Punktsubstanz. Es treten jedenfalls auch Olfactoriusfasern in die Commissur ein, um in der Fasermasse des anderseitigen Ganglions sich aufzulösen, wie auch HALLER angegeben hat; doch hat sich dies nicht mit Sicherheit feststellen lassen. Ein Zusammenhang mit Zellen war für die ventralen Fasern des Nervus olfactorius meistens nicht aufzufinden.

Das Ursprungsgebiet des Nervus olfactorius ist also, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, ein sehr ausgedehntes; es erstreckt sich über fast alle Teile des Metacerebrums. Die Beziehung des Nerven zum Protocerebrum ist nur eine indirekte, insofern als der Nerv Fasern empfängt aus Teilen der Punktsubstanz des hinteren Ganglienabschnitts, wo Fasern aus den Markmassen des Protocerebrums sich auflösen, z. B. aus dem sensorischen Vereinsgebiet. Bei ihrem Verlaufe durch das Protocerebrum nehmen die Olfactoriusbündel weder aus den chromatischen Zellen noch aus den Markmassen Fasern auf. Oft sieht man den Anfangsteil des Nerven außerhalb des Ganglions erfüllt von kleinen Ganglienzellen, die ihn eine Strecke weit begleiten; wohin diese ihre Achsenfasern schicken, hat sich nicht feststellen lassen.

Die obige Beschreibung vom Faserverlauf des Nervus olfactorius gilt auch zugleich für den Nervus peritentacularis externus, da eine Unterscheidung der beiden Nerven innerhalb des Ganglions nicht möglich war. NABIAS hat bei *Helix pisana* den Nervus peritentacularis externus bis zu seiner Wurzel verfolgt. Er gibt als Ursprungszellen desselben Zellen aus dem Pleurallobus an, die mit denen des Nervus olfactorius identisch sind.

Nervus peritentacularis internus (*npi*).

Der innere Tentakelscheidennerv tritt aus der medianen Seite des Protocerebrums hervor (Textfig. 2 *npi*). Seine Austrittsstelle liegt nicht, wie SCHMALZ angegeben hat, in dem Sattel, den Proto- und Mesocerebrum an ihrer Vereinigungsstelle miteinander bilden, sondern weiter vorn, in einer Linie etwa mit dem vordersten Rande des Mesocerebrums (s. Textfig. 7 *npi*). Dies ist durch BANGS Untersuchung bestätigt worden.

Die Textfig. 7 zeigt, daß der Nervus peritentacularis internus (*npi*) zwei dorsale Wurzeln hat, die aus Zellen der oberen Rindenschicht hervorgehen. Die innere entspringt in den großen und mittelgroßen Zellen, die am inneren Rande des Pleurallobus (*lpl*) und im Commissurallobus (*lc*) liegen, also in derselben Region, aus der auch ein Wurzelbündel des Nervus olfactorius (*nol*) hervorgeht. Die beiden Bündel haben bis zum Rande des Protocerebrums einen gleichen Verlauf. Dort biegen die Fasern des Nervus peritentacularis internus nach der Medianseite um (s. Textfig. 7), während die des Nervus olfactorius ihre gerade Richtung nach vorn beibehalten. Die zweite Wurzel des inneren Tentakelscheidennerven hat ihren Ursprung in Zellen der dorsalen Rindenschicht des Metacerebrums nahe der Grenze des Protocerebrums. Ihre Fasern verlaufen medianwärts und vereinigen sich mit der vorher beschriebenen inneren Wurzel zu einem starken Bündel (s. Textfig. 7). Auf den folgenden Schnitten der Serie, zu der Textfig. 7 gehört, ließ sich dieses Bündel am oberen seitlichen Rande des Protocerebrums entlang abwärts verfolgen; es liegt neben der inneren Markmasse, mit der es jedoch keinerlei Faserverbindung zu haben scheint. Etwa in mittlerer Höhe tritt es als Nerv aus der medianen Seite des Protocerebrums hervor und verläuft zunächst im Bindegewebe noch neben diesem her.

Von der Riesenzelle (Textfig. 7 *oR*), die stets neben dem inneren Wurzelbündel des Nerven auftritt, war schon bei der Beschreibung des inneren Baues des Metacerebrums die Rede (vgl. S. 48).

Nervus opticus (*nop*) und Nervus acusticus (*nact*).

Die Austrittsstelle des Nervus opticus liegt an der Dorsalseite des Cerebralganglions, etwa an der Grenze des vorderen und hinteren Ganglienabschnitts. Außerhalb des Ganglions zieht der Nerv dicht über dem Protocerebrum hin und erreicht am vorderen Ende desselben die Austrittsstelle des Nervus olfactorius, neben dem er nach dem

Vorderende des Tieres hin verläuft. Dieser von allen früheren Darstellungen wesentlich abweichende Anfangsverlauf des Nerven ist von Bang durch Präparation bestätigt worden. (Vgl. Fig. 1 bei Bang.)

Den Verlauf des Nervus opticus im Ganglion erkennt man aus Textfig. 7 (*nop*). Der Nerv hat nur ein einziges Wurzelbündel, das dicht unter der Dorsaldecke des Metacerebrums her nach vorn zieht. Woher dies Bündel kommt, zeigt die Figur nicht. Verfolgt man aber das hintere Ende des Bündels auf den tieferen Schnitten weiter, so erkennt man, daß es sich ventralwärts wendet und in der dichten Punktsubstanz nahe unter der Dorsaldecke endet, indem sich seine Fasern in feinste Fibrillen auflösen. Das Opticusbündel empfängt keine Fasern, die direkt aus Ganglienzellen kommen.

In derselben Punktsubstanzregion, in der die Fasern des Opticusbündels enden, doch etwas tiefer, liegen auch die Endverzweigungen des feinen Nervus acusticus (Textfig. 3 links *nact*). Die Richtung der Acusticusfasern ist der der Fasern des Nervus opticus entgegengesetzt. Während diese von ihrem Ursprungsgebiet aus dorsalwärts ziehen, verlaufen jene eine kurze Strecke nach unten. In mittlerer Höhe etwa durchbrechen sie die Zellrinde und treten in dem Sattel, den der Pleural- und Pedallobus miteinander bilden, aus dem Ganglion hervor. Der Nervus acusticus ließ ebensowenig wie der Nervus opticus eine direkte Verbindung mit Ganglienzellen erkennen.

Nabias hat den Verlauf des Nervus acusticus in gleicher Weise beschrieben; eine Y-förmige Aufsplitterung der Fasern in ihrem Ursprungsgebiet, die er angibt, habe ich allerdings nicht gesehen. Nach Haller soll der Nervus acusticus in direkter Beziehung zum anderseitigen Ganglion stehen, indem er Fasern von dort empfangen soll, die durch die Cerebralcommissur hindurchziehen. Es geht allerdings von der Stelle, die die Endverzweigungen des Nervus acusticus aufnimmt, ein Faserbündel aus, das durch die Commissur hindurch ins Metacerebrum der andern Seite zieht, doch haben sich in diesem niemals Fasern des Nerven nachweisen lassen. Es erscheint mir deshalb wahrscheinlicher, daß die Beziehung des Nervus acusticus zum anderseitigen Ganglion nur durch einen Kontakt mit Fasern, die von dort kommen, vermittelt wird.

Wir haben jetzt in der Fasermasse des Metacerebrums eine Zone kennen gelernt, in der dicht nebeneinander die feinsten Verzweigungen zweier Sinnesnerven, des Sehnerven und des Hörnerven, sich finden. Es stellt diese Zone demnach ein äußerst wichtiges Sinnescentrum des Tieres dar. Sie liegt, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, im vorderen Teil der oberen Punktsubstanz des Metacerebrums, ungefähr in der Trennungslinie des Pleural- und Pedallobus. Als ein wichtiges Centrum erweist sie sich schon dadurch, daß in ihr Fasern aus den verschiedensten Gegenden der Cerebralganglien zusammenlaufen. So endet in ihr ein Faserbündel, das aus dem Protocerebrum kommt und die feinen Fasern der chromatischen Zellen enthält; ein andres Faserbündel kommt aus der Commissur und vermittelt so eine Verbindung mit dem Metacerebrum des anderseitigen Ganglions. Ferner schicken die Ganglienzellen der Zellrinde, welche diese Zone umschließt, von allen Seiten ihre Achsenfasern hinein. In ihrer Struktur zeigt sie keinen wesentlichen Unterschied gegenüber andern Teilen der Punktsubstanz desselben Ganglienabschnitts; zuweilen ist ihr Gewebe etwas dichter, was daraus hervorgeht, daß es Farbstoffe stärker aufnimmt, als das umliegende Gewebe.

Über die Bedeutung des Protocerebrums.

Im vorstehenden haben wir die Nerven von *Helix*, die äußerlich aus dem Protocerebrum hervorgehen, und von den Nerven des Metacerebrums den Nervus acusticus betrachtet, und haben damit die wichtigsten Sinnesnerven des Tieres kennen gelernt. Es ist darum angebracht, jetzt einige Worte über die Beziehungen des protocerebralen Zellenlagers zu den Sinnesnerven und seine mutmaßliche Bedeutung zu sagen.

Von den älteren Autoren wurde das Protocerebrum für einen Sinneslappen gehalten. LACAZE-DUTHIERS z. B., der es bei verschiedenen Wasserpulmonaten feststellte, gab ihm den Namen »lobule de la sensibilité spéciale«, weil er aus ihm drei Sinnesnerven: den Nervus olfactorius, opticus und acusticus heraustreten sah. Aus demselben Grunde sprechen SICARD bei *Zonites algirus* und JOYEUX-LAFFUIE bei *Oncidium celticum* von einem Lappen der speziellen Sensibilität. NABIAS jedoch weist diese Bezeichnung zurück, nachdem er durch mikroskopische Untersuchungen festgestellt hat, daß bei den von ihm untersuchten Formen die drei Sinnesnerven nicht im Protocerebrum, sondern im Metacerebrum ihren Ursprung haben.

Bei *Helix pomatia* verläuft, wie wir oben gesehen haben, nur ein einziger der drei Sinnesnerven, der Nervus olfactorius durch das Protocerebrum hindurch, während von den beiden andern der Nervus opticus aus dem hinteren Rande des Protocerebrums, der Nervus acusticus aus dem Metacerebrum hervortritt. Auf seinem Wege durch das Protocerebrum nimmt der Nervus olfactorius keine Fasern aus den chromatischen Zellen desselben auf; diese vereinigen vielmehr alle ihre Achsenfasern in der protocerebralen Punktsubstanz. Daraus geht hervor, daß die Beziehung der chromatischen Zellen zu den Sinnesnerven nur eine indirekte sein kann. Es gehen in der Tat, wie wir gesehen haben, aus der Fasermasse des Protocerebrums Faserbündel hervor, die in das Metacerebrum gelangen und sich größtenteils in dem vorderen Teil desselben, im sensorischen Vereinsgebiet, in feinste Fibrillen auflösen. In diesen Gebieten liegen auch die feinsten Endverzweigungen der Fasern, die zu Nerven ziehen, so daß es hier zu einem Kontakt zwischen beiden kommen kann. In dieser Beziehung zu dem Metacerebrum, dem eigentlichen Centrum des ganzen Nervensystems, liegt die Bedeutung des Protocerebrums. **Haller**, der den vorderen Gehirnabschnitt der Mollusken in seiner Arbeit über »die Intelligenzsphären des Molluskengehirns« einer vergleichenden Betrachtung unterzogen hat, bezeichnet ihn mit **Smidt** als Globulus und stellt ihn damit den Globuli der Anneliden und Arthropoden gleich. Er erblickt in ihm ein Intelligenzgebiet, das je nach dem Grade seiner Entfaltung einen Schluß auf die Höhe der Intelligenz des betreffenden Tieres zuläßt.

Die Lippennerven.

Die Lage der drei Lippennerven bei *Helix* geht aus der folgenden Beschreibung von **Schmalz** hervor: »Am vorderen Teil des Randes dieser Ausbuchtung (d. h. des Pedallobus), an der Grenze zum Protocerebrum verlassen zwei Lippennerven, Nervus labialis medianus und hinter diesem Nervus labialis externus nach **Meisenheimer** in gleicher Stärke, die der des Nervus olfactorius wenig nachgibt, das Ganglion . . . Der dritte Lippennerv, Nervus labialis internus verläßt das Ganglion auf der Unterseite medianwärts vom Nervus labialis medianus, nicht weit vom seitlichen Rande und ist schwächer als die beiden andern.« **Haller** faßt die drei Lippennerven als »die hintere Nervengruppe« zusammen; es entsprechen ihnen, wie aus seiner Zeichnung hervorgeht, die Nerven (5, 6), 7 und 8.

1. Nervus labialis externus (*nle*).

Auf Schnitten, die parallel zur Oberfläche des Ganglions geführt wurden, sieht man, daß der äußere Lippennerv in gleicher Höhe mit dem mittleren das Ganglion verläßt. Er tritt wie dieser aus der Ventralseite des Pedallobus aus. Seinen Verlauf im Innern des Lobus zeigt die Fig. 8 *nle*. Wir sehen dort, daß an der Bildung des Nerven zwei ventrale Faserbündel beteiligt sind. Das innere stärkere Bündel, von dem die Zeichnung nur wenige Fasern wiedergibt, hat seine Ursprungszellen am vorderen Rande des Pleurallobus, an der Grenze zum Pedallobus. Da diese Zellen höher liegen als die Austrittsstelle des Nerven, so müssen die Fasern, die von dort zum Nerven hinziehen, anfangs schräg abwärts gerichtet sein. Im Pedallobus ziehen sie dicht über der ventralen Zellrinde hin und kreuzen, wie Textfig. 8 zeigt, ein Faserbündel des inneren (*nli*) und eines des mittleren Lippennerven (*nlm*). Nahe ihrer Austrittsstelle aus dem Lobus vereinigen sie sich mit dem zweiten Wurzelbündel des Nerven. Dieses Bündel, das wir seiner Lage wegen als das äußere bezeichnen können, ist schwächer als das innere. Seine Ursprungszellen liegen am hinteren Rande des Pedallobus, in der Gegend der Austrittsstelle des Cerebrobuccalconnectivs, doch höher als diese, in gleicher Höhe etwa mit den Ursprungszellen des inneren Bündels. Von dort ziehen die Fasern schräg nach außen vorn, wobei sie sich etwas ventralwärts senken. Außer den beiden Faserbündeln, die aus Ganglienzellen hervorgehen, empfängt der Nerv Fasern, deren Ursprungsstelle in der Punktsubstanz des Pedallobus liegt. Nach Haller soll der achte Nerv, den er merkwürdigerweise mit drei fest aneinander lagernden Wurzeln die dorsale Seite des Ganglions verlassen sieht, nur Fasern, die ihren Ursprung in der Punktsubstanz haben, besitzen, genau so, wie der Nervus acusticus. Nabias dagegen hat gesehen, daß der Nerv Fasern aus Ganglienzellen empfängt; von Fasern, die aus der Punktsubstanz hervorgehen, erwähnt er jedoch nichts. Die Angabe, die Nabias über die Lage der Ursprungszellen des Nerven macht, deckt sich mit meinen Befunden nicht. Niemals sah ich sie so hoch im Ganglion liegen, daß ein Kontakt der Fasern des äußeren Lippennerven mit den oberen Wurzelbündeln des Nervus olfactorius oder auch nur mit dem inneren Bündel desselben möglich war.

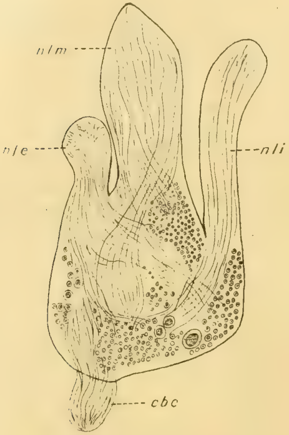


Fig. 8.

Flächenschnitt durch die Ventralseite des Metacerebrums des linken Cerebralganglions einer jungen Schnecke. Ventrale Wurzelbündel der drei Lippennerven. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^4/_5$ verkleinert.

2. Nervus labialis medianus (*nlm*).

Der mittlere Lippennerv hat ebenso wie der äußere zwei ventrale Wurzeln, die wir wieder als innere und äußere bezeichnen können (Textfig. 8 *nlm*). Ihre Ursprungszellen liegen dicht neben denen der entsprechenden Bündel des äußeren Lippennerven (*nle*), doch etwas tiefer. So kommt das stärkere äußere Bündel aus der Rinde des Pedallobus in der Nähe der Austrittsstelle des Cerebrobuccalconnectivs (*cbc*). Es verläuft von dort nach vorn, nahe über der Ventraldecke des Lobus hin und unter dem inneren Bündel des äußeren Lippennerven (*nle*) hindurch. Das innere Wurzelbündel entspringt am vorderen Rande des Pleurallobus und nimmt bei seinem Verlaufe durch den Pedallobus noch Fasern aus der Ventraldecke desselben auf.

Sehr stark sind an der Bildung des mittleren Lippennerven Fasern beteiligt, die aus der Punktsubstanz des Metacerebrums hervorgehen. Ihr Ursprungsgebiet ist der vordere Teil desselben, der unmittelbar hinter dem Protocerebrum gelegen ist (Textfig. 1 und 2 *nlm*). In diesem Gebiete enden auch, wie wir oben gesehen haben, Fasern, die aus der äußeren Markmasse des Protocerebrums kommen; es ist auf die Weise eine enge Beziehung des mittleren Lippennerven zum Protocerebrum möglich. Von einem dorsalen Faserbündel des mittleren Lippennerven, das sich in dem knopflochartigen Spalt des Metacerebrums mit dem inneren Bündel des Nervus olfactorius kreuzt, ist schon oben die Rede gewesen (Textfig. 1 rechts *nlm*). Es läuft an der Grenze des Protocerebrums entlang und senkt sich am Rande des Pedallobus zur Austrittsstelle des Nerven herab.

3. Nervus labialis internus (*nli*).

Der innere Lippennerv hat im Gegensatz zu den beiden vorher besprochenen nur ein einziges ventrales Wurzelbündel (Textfig. 8 *nli*). Dieses entspringt dort, wo die Ursprungszellen der äußeren Bündel jener beiden Nerven liegen, am seitlichen Rande des Pedallobus, nicht weit von der Austrittsstelle des Cerebrobuccalconnectivs (*cbc*). Auf seinem Wege über die ventrale Rinde des Pedallobus hin nimmt es Achsenfasern aus Zellen derselben auf. An der Innenseite des Bündels liegt, wie die Textfig. 6 zeigt, die untere Riesenzelle (*uR*). Außer den Fasern aus Ganglienzellen empfängt auch der innere Lippennerv zahlreiche Fasern, die aus der Punktsubstanz hervorgehen. Diese entspringen hauptsächlich in dem mittleren Teile des Pedallobus und treten dort in Beziehung zu den feinsten Endverzweigungen von Fasern aus der protocerebralen Markmasse.

Nervus penis (*np*).

Der Penisnerv ist unpaar und kommt nur dem rechten Cerebralganglion zu. Schmalz gibt an, daß er meistens statt eines Nerven deren zwei gesehen hat, die in ihrer Stärke und in der Lage ihrer Austrittsstelle starken Variationen unterworfen waren. So hat er »alle Übergänge zwischen zwei gleichstarken und zwischen einem relativ starken und einem recht schwachen Penisnerven« gesehen. Für die Austrittsstellen dieser beiden Nerven gilt nach Schmalz, daß entweder beide Nerven selbständig aus dem Ganglion austreten oder beide Seitenäste des Nervus labialis externus und medianus sind, oder endlich, daß der eine Nerv aus dem Ganglion, der andre aus einem der Lippennerven hervortritt. Der folgenden Betrachtung ist der Fall zugrunde gelegt worden, daß nur ein Penisnerv vorhanden ist, der als Seitennerv aus dem mittleren Lippennerven entspringt. Diesen Fall stellt Textfig. 9 dar; sie gibt einen Längsschnitt durch den Anfangsteil des Nervus labialis medianus (*nlm*) wieder. Aus der Figur geht hervor, daß der Penisnerv (*np*) seine Fasern nicht mit den Fasern des Lippennerven, dessen Seitennerv er zu sein scheint, vermischt. Er läuft vielmehr als ein selbständiger Nerv neben ihm her und ist in seinem ganzen Verlaufe deutlich durch die größere Feinheit und Dichte seiner Fasern von dem Lippennerven zu unterscheiden. Dieselbe Beobachtung hat Böhmig gemacht. Er gibt an, daß auf einem Querschnitt durch den mittleren Lippennerven (der bei ihm Nervus facialis heißt), vor dem Austritt des Penisnerven sich dieser vom Lippennerven durch

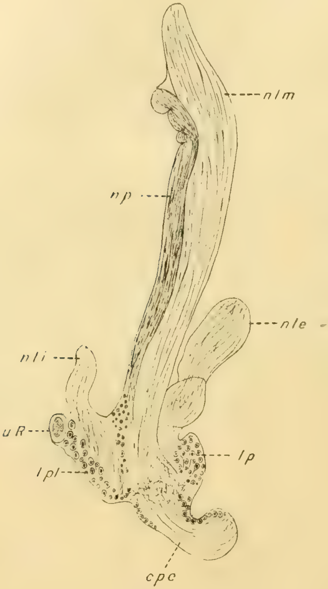


Fig. 9.

Längsschnitt durch den mittleren Lippennerven (*nlm*) und den Penisnerven (*np*). (Aus einem Flächenschnitt durch den ventralen Teil des rechten Cerebralganglions einer mittelgroßen Schnecke.) Oc. I. Obj. 2. Vergr. 48. Auf $^4/_5$ verkleinert.

ein engeres Maschenwerk unterscheiden läßt. Auf dem Schnitt, den Textfig. 9 wiedergibt, war die Unterscheidung um so leichter möglich, als die Fasern des Penisnerven (*np*) in ihrem ganzen Verlauf stark auf die Methylenblaulösung reagiert hatten im Gegensatz zum Lippennerven (*nlm*) und sich infolgedessen durch eine tiefblaue Färbung von diesem scharf abhoben. Daher war es auch möglich, die Fasern bis zu ihrer Ursprungsstelle mit Sicherheit zu verfolgen. Es ließ sich feststellen, daß das Ursprungsgebiet des Penisnerven von dem des Lippennerven getrennt ist. Es liegt unmittelbar an der Einmündungsstelle des Cerebropedalconnectivs (*cpc*) in das Ganglion, also

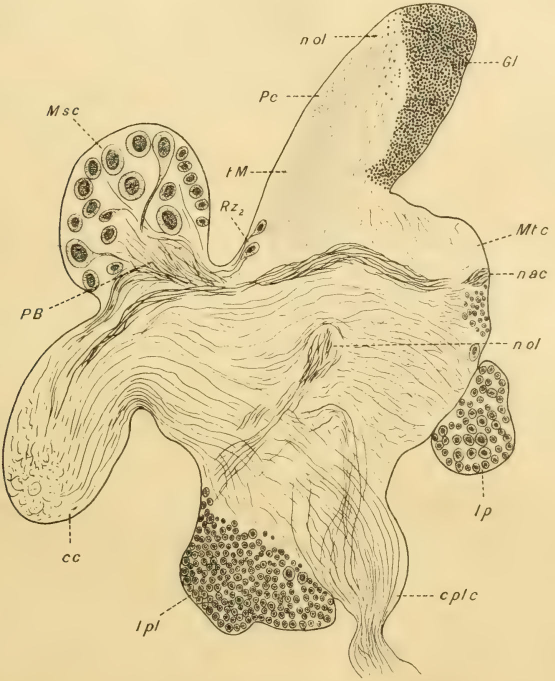


Fig. 10.

Flächenschnitt in mittlerer Höhe durch das rechte Cerebralganglion einer großen Schnecke. Verlauf des Nervus arteriae cerebralis (*nac*). Inneres Wurzelbündel des Nervus olfactorius (*nol*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^{3}/_{4}$ verkleinert.

an der äußersten Spitze des Pedallobus und zieht sich vielleicht noch in den Anfangsteil des Connectivs hinein. Nabias, der bei *Helix aspersa* und *pisana* den Penisnerven stets aus dem Ganglion selbst hervorkommen sah, gibt an, daß dieser keine Fasern aus dem Pedallobus selbst bekommt, sondern daß seine Fasern aus den Zellen hervorgehen, die längs des Connectivs sich hinziehen, und vielleicht sogar einige aus dem Pedalganglion kommen. Der Penisnerv würde danach also nur seinen Weg durch den Pedallobus nehmen, ohne in Faserverbindung mit ihm zu treten, und es würde das Vorhandensein des unpaaren Nerven die Symmetrie der Cerebralganglien nicht wesentlich stören.

Nervus arteriae cerebralis (*nac*).

Am vorderen Rande des Pedallobus tritt ein Nerv hervor, der an Stärke etwa dem Nervus peritentacularis internus entspricht (Textfig. 13 *nac*). Er geht nach den Untersuchungen von Bang zur Cerebralarterie und führt deshalb den Namen Nervus arteriae cerebralis. Er ist nicht identisch mit dem Nerven, den Schmalz als Nervus arteriae cerebralis bezeichnet hat. Das geht aus der Lage seiner Austrittsstelle hervor, die unmittelbar hinter der des Nervus labialis externus sich befindet, während der Arteriennerv, den Schmalz angegeben hat, im mittleren Teil des Pedallobus entspringt. Die Textfig. 10 stellt den Verlauf des Nerven im Ganglion dar (*nac*). Seine Fasern verlaufen quer durch das Metacerebrum (*Mtc*) hindurch, dicht hinter den Markmassen des Protocerebrums her; sie treten in die Commissur (*cc*) ein und enden erst im Metacerebrum der andern Seite.

Die Cerebralconnective und Commissuren.

Das Cerebropleuralconnectiv (*cplc*).

Die Austrittsstelle des starken Cerebropleuralconnectivs liegt am äußeren Rande des Pleurallobus. Das Connectiv führt zwei Arten von Fasern in sich; solche, die aus Zellen der Eingeweideganglien stammen und in der Punktsubstanz der Cerebralganglien enden und solche, die ihren Ursprung in den Zellen der Cerebralganglien haben und das Connectiv in der Richtung nach den Eingeweideganglien hin durchlaufen, um erst dort in der Punktsubstanz zu enden. Nabias hat die ersteren als aufsteigende, die letzteren als absteigende Connectivfasern bezeichnet.

Die aufsteigenden Fasern des Cerebropleuralconnectivs treten zu einem starken Bündel vereinigt in das Cerebralganglion ein. Dort ziehen sie, wie es die Textfig. 1 rechts (*cplc*) zeigt, im hinteren Teile des Metacerebrums (*Mtc*) vor der Ganglienzellrinde her medianwärts. Ein Teil der Fasern endet in der Punktsubstanz, ein Teil erreicht die Commissur (*cc*) und verläuft in ihr an ihrem oberen und hinteren Rande entlang ins Metacerebrum des anderseitigen Ganglions, um dort sich aufzulösen. Dieses Faserbündel ist auch von Nabias beschrieben worden; er hat es als das innere bezeichnet. Außer dem starken inneren Bündel erwähnt er noch ein feineres äußeres, das sich in der äußeren Markmasse des Protocerebrums auflösen soll. Dieses Bündel habe ich nicht gefunden. Wohl habe ich Fasern aus der äußeren Markmasse hervortreten sehen, die nach dem Cerebropleuralconnectiv hinzogen, doch welcher Art ihr Zusammenhang mit dem Connectiv war, ließ sich nicht feststellen.

Die absteigenden Fasern des Connectivs gehen zum Teil aus Zellen der Dorsalseite des Commissurallobus hervor. Sie ziehen dicht unter der Dorsaldecke her, wie Textfig. 5 (*cplc*) zeigt, und kreuzen dabei die oberen Wurzelbündel des Nervus olfactorius (*nol*). Ein andrer Teil entspringt am äußeren Rande des Commissurallobus (*lc*) an der Grenze zum Pleurallobus (*lpl*). Diese Fasern sind auf Textfig. 1 links dargestellt (*cplc*). Sie bilden bei ihrem Verlauf durch das Metacerebrum einen nach hinten offenen Bogen.

Das Cerebropedalconnectiv (*cpc*).

Das Cerebropedalconnectiv tritt aus dem hinteren Rande des Pedallobus hervor. Es entspricht an Stärke dem Cerebropleuralconnectiv. Häufig zeichnet es sich vor diesem durch den Besitz von zahlreichen Ganglienzellen aus (Textfig. 11 *cpc*), die an seiner Peripherie liegen, aber oft auch bandartig in seiner Mitte sich hinziehen. Dies gilt besonders von dem Connectiv der rechten Körperseite, das meistens etwas stärker ist als das der linken.

Das Cerebropedalconnectiv besteht wie das Cerebropleuralconnectiv aus aufsteigenden und absteigenden Fasern. Die aufsteigenden, die ihren Ursprung in den Pedalganglien haben, durchlaufen, wie es Textfig. 11 *cpc* zeigt, als starkes Bündel das Metacerebrum des Cerebralganglions. Sie ziehen in ihm weit nach vorn und erreichen fast den hinteren Rand des Protocerebrums. Zum Teil enden sie schon in der Punktsubstanzmasse dieses Ganglions, zum Teil ziehen sie durch die Commissur (*cc*) hindurch (deren unteren und vorderen Teil sie einnehmen) und enden im anderseitigen Ganglion. Auch für dieses Connectiv hat Nabias außer dem beschriebenen Faserbündel, das er als inneres bezeichnet, ein feines äußeres angegeben, das wieder in der äußeren Markmasse des Protocerebrums enden soll. Für dieses Bündel gilt dasselbe, was oben für das entsprechende Bündel des Cerebropleuralconnectivs gesagt worden ist.

Die Hauptmasse der absteigenden Fasern des Connectivs hat ihren Ursprung im Mesocerebrum (*Msc*). Die großen Zellen, die diesen Ganglienabschnitt ausfüllen, vereinigen ihre Fasern zu einem starken Bündel (Textfig. 11 *PB*), das vor der Commissur (*cc*) her in der Richtung nach dem Metacerebrum zieht und sich dann der Austrittsstelle des Cerebropedalconnectivs zuwendet. Dieses Bündel ist von **Nabias** als faisceau pyramidal direct bezeichnet worden. Die Textfig. 11 zeigt

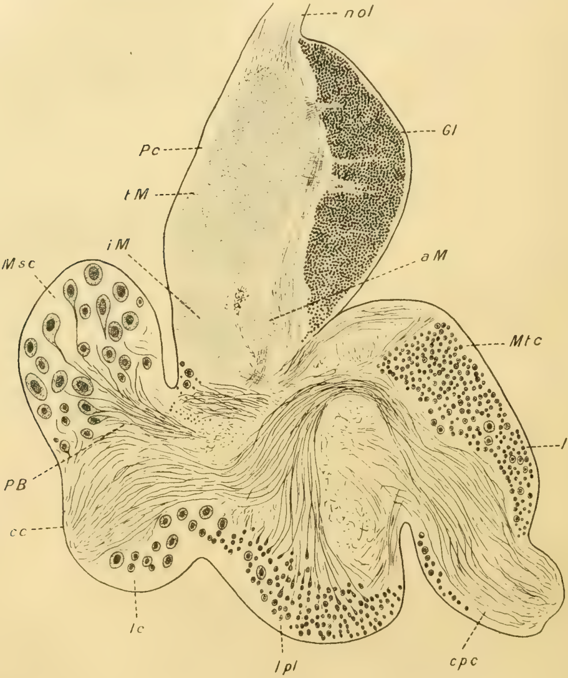


Fig. 11.

Flächenschnitt durch die Mitte des rechten Cerebralganglions einer ausgewachsenen Schnecke. Verlauf des Cerebropedalconnectivs (*cpc*). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^3/_4$ verkleinert.

ferner, daß ein zweites absteigendes Faserbündel des Connectivs im Pleurallobus (*lpl*) entspringt. Es zieht zuerst nach vorn und erreicht im vorderen Teile des Metacerebrums die aufsteigenden Connectivfasern. Es biegt nach außen um und verläuft jenen Fasern parallel in entgegengesetzter Richtung nach der Austrittsstelle des Connectivs hin.

Das Cerebrobuccalconnectiv (*cbc*).

Das Cerebrobuccalconnectiv tritt an der Ventralseite des Pedallobus hervor. Seine Austrittsstelle liegt tiefer als die des Cerebropedalconnectivs, etwa in gleicher Höhe mit der des inneren Lippennerven. Niemals geht es aus dem Cerebropedalconnectiv hervor, wie von Haller behauptet worden ist; es entspringt im Gegenteil in ziemlicher Entfernung von jenem. Dies ist auch schon von Schmalz richtiggestellt worden. An Stärke kommt es den beiden Schlundringconnectiven nicht gleich; es ist noch nicht halb so stark wie diese.

Auch das Cerebrobuccalconnectiv setzt sich aus aufsteigenden und absteigenden Fasern zusammen. Die aufsteigenden haben ihren Ursprung in Zellen der Buccalganglien, während die absteigenden aus Zellen der Cerebralganglien hervorgehen.

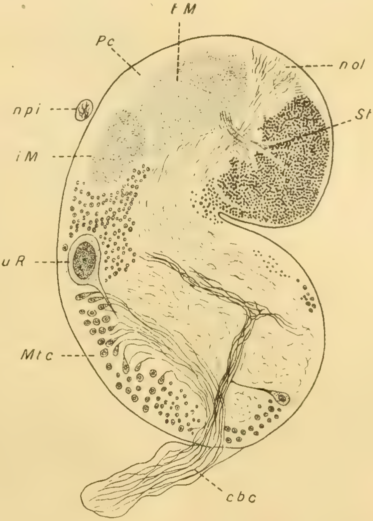


Fig. 12.

Ventraler Flächenschnitt durch das rechte Cerebralganglion einer jungen Schnecke. Verlauf des Cerebrobuccalconnectivs (*cbc*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Verfolgt man den Verlauf des Connectivs im Ganglion, so sieht man, wie gleich nach seinem Eintritt in den Pedallobus an der Innenseite der Ganglienzellrinde Fasern von ihm abzweigen, die sich zum größten Teil nach der Medianseite hin wenden; sie stehen fast senkrecht auf der Richtung des Hauptfaserbündels (Textfig. 12 *cbc*). Diese Fasern gehen, wie Textfig. 12 zeigt, aus Zellen der ventralen Rinde des Pedallobus hervor, die hinter der unteren Riesenzelle (*uR*) gelegen sind, und sind wegen ihres Ursprungs im Cerebralganglion als absteigende Fasern des Connectivs zu betrachten. Auch aus den Zellen vom äußeren Rande des Pedallobus, die auf der Figur rechts von der Austrittsstelle des Connectivs liegen, gehen absteigende Connectivfasern hervor, doch sind diese auf der Figur nicht dargestellt.

Das starke Faserbündel, das von der Austrittsstelle des Connectivs aus gerade nach vorn zieht, enthält die aufsteigenden Fasern desselben. Bei seinem Verlauf durch den Pedallobus steigt es allmählich dorsalwärts empor. Etwa in einer Linie mit der Austrittsstelle des Nervus arteriae cerebralis (Textfig. 13 *nac*) gabelt es sich in zwei ungleich starke Äste, die rechtwinklig zum Hauptbündel nach beiden Seiten abbiegen (Textfig. 12 und 13 *cbc*). Der schwächere von beiden zieht nach der Außenseite und verliert sich dort bald in der Punkt-

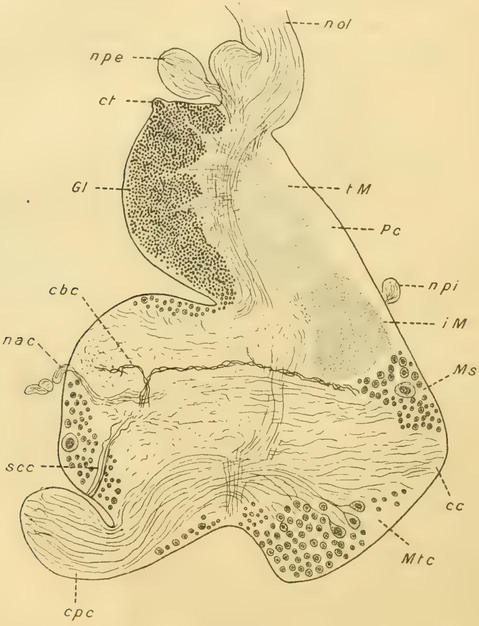


Fig. 13.

Ventraler Flächenschnitt durch das linke Cerebralganglion einer jungen Schnecke. Gabelung des aufsteigenden Faserbündels des Cerebrobuccalconnectivs (*cbc*). Verlauf der Subcerebralcommissur (*scc*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^4/_5$ verkleinert.

substanz. Das stärkere Bündel zieht in horizontaler Richtung dem Mesocerebrum zu. Es läuft dabei an der äußeren Markmasse des Protocerebrums entlang, ohne zu dieser in Faserverbindung zu treten, und steigt neben dem Mesocerebrum empor, um in die Commissur einzubiegen, an deren unterer vorderer Seite es entlang läuft. In der Punktsubstanz des Metacerebrums der andern Seite löst es sich auf.

Die Cerebralcommissur (*cc*).

Die Cerebralcommissur geht aus der Unterseite des Mesocerebrums hervor. Nach Haller soll sie dorsalwärts von einer geschlossenen Ganglienzellrinde bedeckt sein, ventralwärts dagegen soll die Zellage in der Mitte auseinanderweichen und so zwei laterale Schenkel bilden. Nach meinen Untersuchungen läßt sich über die Anordnung der Commissurrinde nichts allgemein Gültiges sagen, da sie starken Variationen unterworfen ist. Es kommt vor, daß, wie Haller angegeben hat, die Dorsalseite der Commissur ganz von einer Rinde bedeckt ist, während die Ventralseite mehr oder weniger frei von Zellen ist; umgekehrt kann aber auch die Ventralseite eine Zellrinde haben und die Dorsalseite frei sein. In den meisten Fällen ist der ganze mittlere Teil der Commissur ohne einen Zellbelag. Die Commissurrinde ist wohl aufzufassen als ein Teil des Mesocerebrums, der die Commissur umfaßt.

Die Commissur stellt eine Verbindung der Punktsubstanzen der hinteren Ganglienabschnitte dar. Durch sie verlaufen, wie wir oben gesehen haben, Fasern aus Nerven und Connectiven. An Nerven kommen der Nervus olfactorius und Nervus arteriae cerebralis in Betracht; die Connective treten sämtlich mit ihren aufsteigenden Faserbündeln in die Commissur ein. Mit diesen Fasern vermischen sich andre, die ihren Ursprung direkt in Ganglienzellen haben. Solche Fasern wurden schon bei der Beschreibung des Protocerebrums erwähnt. Ihre Ursprungszellen liegen an der Basis des vorderen Ganglienabschnitts am medianen Rande der inneren Markmasse (Textfig. 1 und Textfig. 10 Rz_2). Außer ihnen sind es besonders Zellen vom inneren Rande des Commissurallobus, die der Commissur Fasern zusenden (Textfig. 1 rechts *lc*). Das Faserbündel, das aus ihnen und den Randzellen des Protocerebrums hervorgeht, entspricht wohl dem »faisceau pyramidal croisé«, das Nabias angegeben hat.

Die Commissur vermittelt auch, wie wir oben gesehen haben, die Verbindung des Protocerebrums mit dem Metacerebrum des anderseitigen Ganglions: ein Faserbündel aus der inneren Markmasse tritt in sie ein und läuft an ihrem vorderen Rande entlang.

Die Subcerebralcommissur (*scc*).

Die Cerebralganglien von *Helix* sind außer durch die starke Quercommissur noch um den Schlund herum durch eine sehr feine Commissur verbunden (Textfig. 13 *scc*), die wohl der Subcerebralcommissur, wie sie bei niederen Formen sich findet, gleichkommt. Sie tritt aus dem mittleren Teile des Pedallobus aus und ist mit dem von SCHMALZ beschriebenen Nervus arteriae cerebralis identisch. Über ihren Verlauf außerhalb der Ganglien hat BANG nähere Angaben gemacht. Im Ganglion hat sie nur einen kurzen Verlauf. Wie Textfig. 13 zeigt, durchbricht sie die Ganglienzellrinde und löst sich dicht hinter derselben in ihre Fibrillen auf (Textfig. 13 *scc*).

2. Die Eingeweideganglien.

(Fig. 14—21.)

Die Masse der Eingeweideganglien, die bei LACAZE-DUTHIERS den Namen »groupe inférieure« und »groupe asymétrique« führt, besteht aus einer Kette von fünf Ganglien, die so dicht nebeneinander liegen, daß die Connective zwischen ihnen verschwunden sind. Äußerlich betrachtet machen sie den Eindruck einer einzigen Ganglienmasse, die auf ihrer Oberfläche einige konstante tiefe Einkerbungen trägt. (Man vergleiche hierzu die Fig. 6 *a* und 6 *b* bei SCHMALZ, welche die Gangliengruppe in Dorsal- und Ventralansicht darstellen.) Ihre Gestalt ist nach der Beschreibung von SCHMALZ, der sich wieder auf die BÖHMIGsche Darstellung bezieht, eine kissenförmige. »Die Grenzen beschreiben ein gleichschenkliges bis gleichseitiges Dreieck, mit der Spitze nach dem Hinterende des Tieres, dessen Hypotenuse nach innen und dessen Katheten nach außen ausgebuchtet sind. Die Länge der Hypotenuse beträgt gegen 2 mm; der ganze Eingeweideganglienkomplex hat eine durchschnittliche Dicke von ungefähr $^1/_2$ mm.« — Flächenschnitte durch die Ganglienmasse lassen die fünf Einzelganglien, aus denen sie zusammengesetzt ist, deutlich erkennen (Textfig. 14, 15, 17—20). Es sind, von links nach rechts betrachtet: das linke Pleuralganglion (*plgs*), das linke Parietalganglion (*pgs*), das Visceralganglion (*vg*), das rechte Parietalganglion (*pgd*) und das rechte Pleuralganglion (*plgd*). Die Pleural- und Parietalganglien sind also paarig vorhanden, das Visceralganglion ist unpaar. Die einzelnen Ganglien werden durch tief einschneidende Bindegewebssepten voneinander getrennt. Auf der Oberfläche des Ganglienkomplexes treten diese Grenzen mehr oder weniger deutlich als Einkerbungen hervor. Konstant sind nach

Schmalz die Einkerbungen zwischen den Pleural- und Parietalganglien und zwischen dem rechten Parietalganglion einerseits und dem linken Parietal- und Visceralganglion anderseits. Eine Grenze zwischen dem linken Parietalganglion und dem Visceralganglion wird von Schmalz nicht beschrieben, doch zeigt seine Fig. 6 *a* eine Andeutung derselben auf der Oberseite der Ganglienmasse. Aus Flächenschnitten durch den Ganglienkomplex geht hervor, daß diese Grenze stets vorhanden ist. Ein Flächenschnitt durch den obersten Teil des Ganglienkomplexes wird daher immer ein Bild ergeben, ähnlich dem,

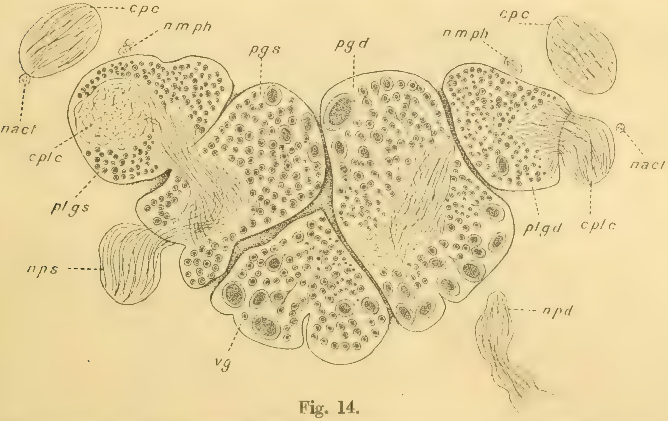


Fig. 14.

Flächenschnitt durch die Dorsalseite des Eingeweideganglienkomplexes einer jungen Schnecke. Zusammensetzung des Komplexes aus fünf Einzelganglien. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 96. Auf $^2/_3$ verkleinert.

wie es Textfig. 14 zeigt, nämlich fünf voneinander getrennte und scharf begrenzte Ganglien. (Auf Textfig. 14 ist allerdings schon eine Verbindung zwischen dem linken Pleural- und Parietalganglion vorhanden.) Einen Frontalschnitt durch die Oberfläche stellt auch Textfig. 19 dar; es sind hier jedoch nur die drei mittleren Ganglien getroffen, weil die zwei äußersten Ganglien mit den drei mittleren nicht in einer Ebene lagen. Auch hier ist eine scharfe Trennung zwischen den drei Ganglien vorhanden.

Die Pleuralganglien (*plgs* und *plgd*).

Die beiden Pleuralganglien sind die kleinsten der fünf Ganglien des Eingeweideganglienkomplexes. Sie sitzen mit ihrer breiten Basis den Parietalganglien auf. Dorsal und ventral sind sie etwas abgeplattet. Nach Böhmig liegen sie bald in einer Ebene mit den drei andern Ganglien, bald tiefer als diese. Ich habe beobachtet, daß dieses letztere häufig der Fall ist. Sie überdecken dann ventralwärts die Parietalganglien zum Teil, während sie selbst dorsalwärts von ihnen teilweise überdeckt werden.

Es treten fast regelmäßig zwei Einkerbungen am Rande der Pleuralganglien auf. Oft sind diese nur flach und beeinflussen infolgedessen die Form der Ganglien wenig (Textfig. 15 *plgs*); manchmal aber schneiden sie tief ein, wodurch drei Wülste am Ganglion entstehen und dieses eine mehr oder weniger gelappte Form erhält (Textfig. 15 *plgd*). Diese Form ist schon von Böhmig beschrieben worden; Schmalz dagegen hat dreigelappte Pleuralganglien nicht gesehen.

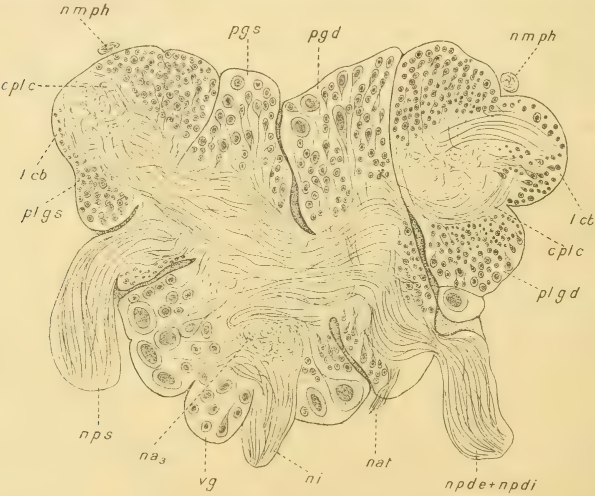


Fig. 15.

Flächenschnitt in mittlerer Höhe durch den Eingeweideganglienkomplex einer ausgewachsenen Schnecke. Oc. III. Obj. 1. Vergr. 48. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die beiden Ganglien sind an Form und Größe niemals ganz gleich. Ich habe meist das rechte größer gefunden als das linke (Textfig. 15). Der mittlere der drei Wülste verjüngt sich zum Cerebropleuralconnectiv. In Anlehnung an die von Nabias für die Wülste des Cerebralganglions gebrauchten Bezeichnungen möchte ich diesen Wulst als Cerebrallobus bezeichnen (Textfig. 15 *lcb*). — Aus der Mitte der Unterseite des Pleuralganglions geht das Pleuropedalconnectiv hervor. Da das Pleural- und Pedalganglion dicht aufeinander liegen, so hat dieses Connectiv äußerlich kaum eine Längenausdehnung.

Aus den Pleuralganglien entspringen zwei Nerven. Ihre Austrittsstellen liegen in den Einkerbungen am Rande des Cerebrallobus (Textfig. 16 *lcb*). In der Mitte des vorderen Randes auf der Ganglienunterseite verläßt der Nervus musculi retractoris pharyngealis das Ganglion (Textfig. 16 *nmph*); am hinteren Rande, ebenfalls auf der Unterseite der Nervus musculi columellaris (Textfig. 16 *nmc*). Außer diesen beiden Nerven, die stets vorhanden sind, kommt häufig noch ein dritter vor, der in der Nähe des Nervus musculi columellaris entspringt, und zwar in gleicher Höhe mit ihm, doch etwas weiter nach außen. Seine Stärke variiert sehr. Er ist entweder dem Nervus musculi columellaris an Stärke gleich oder feiner als dieser. Nach den Untersuchungen von Bang geht er wie der Nervus musculi columellaris zum Retractormuskel und wird daher am besten als Nervus musculi columellaris secundus bezeichnet.

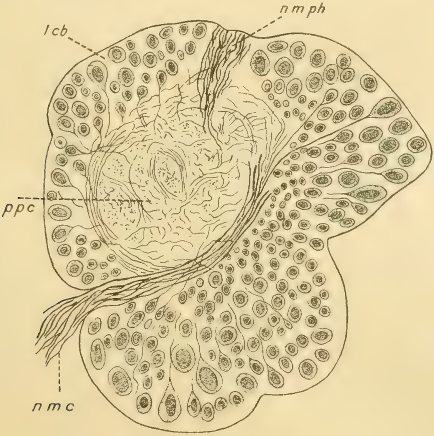


Fig. 16.

Flächenschnitt durch den ventralen Teil des linken Pleuralganglions einer ausgewachsenen Schnecke. Verlauf des Nervus musculi retractoris pharyngealis (*nmph*) und des Nervus musculi columellaris (*nmc*). **Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^4/_5$ verkleinert.**

Ein Schnitt durch die Pleuralganglien (Textfig. 16) zeigt, daß diese aus einer centralen Punktsubstanzmasse und einer peripheren Ganglienzellrinde bestehen. Die Größe der Ganglienzellen ist ziemlich regelmäßig. Es sind durchweg mittelgroße Zellen, die wieder so geordnet sind, daß die größeren der Peripherie, die kleineren dem Centrum näher liegen. Ziemlich regelmäßig hat sich eine auffallend große Zelle an der Dorsalseite des vorderen Randes oberhalb der Austrittsstelle des Cerebropleuralconnectivs feststellen lassen.

Der centrale Punktsubstanzballen hat auf Schnitten die Form eines Kreises oder einer Ellipse. Er steht nach unten durch das Pleuropedalconnectiv mit den Pedalganglien in Verbindung (Textfig. 16 *ppc*); nach außen und vorn ziehen starke Faserbündel durch den Cerebrallobus hindurch in das Cerebropleuralconnectiv hinein (Textfig. 14 rechts *cplc*); nach innen vermitteln schräg nach hinten gerichtete Fasern die Verbindung mit dem Parietalganglion (Textfig. 14 links). Wegen dieser mannigfachen Verbindungen, die das Pleuralganglion vermittelt, bezeichnete Böhmig es als »Commissuralganglion«. Von den Connectiven wird später die Rede sein.

Der Verlauf der Fasern der Pleuralnerven im Innern des Ganglions soll an Hand der Textfig. 16 besprochen werden.

1. Nervus musculi retractoris pharyngealis (*nmph*).

Die Figur zeigt, daß der feine Pharynxretractornerv (*nmph*) von seiner Austrittsstelle am vorderen Rande des Cerebrallobus (*lcb*) im Innern des Ganglions nach hinten zieht. Er durchbricht dabei zunächst die an dieser Stelle sehr dünne Ganglienzellrinde und tritt in die Punktsubstanz ein; diese gehört hier schon nicht mehr, wie an den größtenteils von oben nach unten verlaufenden Fasern zu erkennen ist, dem centralen Punktsubstanzballen an, sondern ist dem Pleuropedalconnectiv (*ppc*) zuzurechnen. Der Richtung der Connectivfasern schließen sich die Fasern des Pharynxretractornerven an, d. h. sie biegen nach unten um und lassen sich nun noch eine kurze Strecke weit im Connectiv verfolgen. In einem Falle habe ich einzelne Fasern bis in das Pedalganglion hinein verfolgen können. In der Regel endigen wohl die Fasern schon im Connectiv, und dieses ist daher als Ursprungsgebiet des Pharynxretractornerven anzusehen. Besondere Ursprungszellen haben sich für den Nerven nicht feststellen lassen.

2. Nervus musculi columellaris (*nmc*).

Dieser Nerv ist etwas stärker als der vorher beschriebene; es kommt ihm etwa die Stärke des Nervus peritentacularis internus zu. Das

Faserbündel, das diesen Nerven bildet, ist auf Textfig. 16 deutlich am inneren Rande des Pleuropedalconnectivs (*ppc*) zu erkennen. Für dieses Faserbündel kommen drei verschiedene Ursprungsstellen in Betracht: das Parietalganglion, die centrale Punktsubstanz des Pleuralganglions und das Pleuropedalconnectiv in der Höhe der Austrittsstelle des Nerven, wie es Textfig. 16 darstellt. Der Anteil von Fasern aus dem Parietalganglion ist nur gering. Wenn wir dem Verlauf dieser Fasern von ihrem Ursprungsgebiet her folgen, so sehen wir sie zuerst eine kurze Strecke nach außen ziehen in der Richtung der Verbindungsfasern zwischen dem Parietalganglion und dem Pleuralganglion, bis sie die centrale Punktsubstanz des letzteren erreicht haben. Hier wenden sie sich nach unten und folgen der Richtung der zum Pleuropedalconnectiv gehörenden Fasern. Mit ihnen vereinigen sich die aus der centralen Punktsubstanz des Pleuralganglions kommenden Fasern des Nerven. In der Höhe der Austrittsstelle des Nervus musculi retractoris pharyngealis (Textfig. 16 *nmph*) stoßen zu dem Bündel Fasern, die aus Zellen des Wulstes, der nach innen vom Cerebrallobus (*lcb*) liegt, kommen, und solche, die ihren Ursprung im Pleuropedalconnectiv (*ppc*) haben. Das Faserbündel wendet sich an dieser Stelle nach hinten dem inneren Rande des Connectivs zu; es verläuft um das Connectiv herum an der Grenze zwischen Connectiv und Zellrinde, wobei es einen nach außen offenen Bogen bildet, durchbricht die Zellrinde und mündet in der hinteren Einbuchtung an der Unterseite des Ganglions nach außen (*nmc*).

Auf den meisten Schnittserien habe ich außer den beiden Nerven, deren Verlauf eben geschildert wurde, noch den schon oben erwähnten zweiten Columellarmuskelnerven gefunden. Die Fasern dieses Nerven haben denselben Ursprung wie die des Nervus musculi columellaris primus und verlaufen mit ihnen vereinigt bis zur Höhe der Austrittsstelle des Nervus musculi retractoris pharyngealis (Textfig. 16 *nmph*). Erst dort, wo der Bogen um das Connectiv herum beginnt, trennen sich die Fasern beider voneinander, und während die Fasern des ersten Nerven den obenbeschriebenen Verlauf nehmen, streben die Fasern des zweiten durch das Connectiv hindurch einer Stelle zu, die vor der Austrittsstelle des ersten Nerven im Cerebrallobus liegt. Dieser zum größten Teil gemeinsame Verlauf beider Nerven im Ganglion legte die Vermutung nahe, daß es sich bei dem feineren von beiden um einen Seitennerven des stärkeren handelte, der schon im Ganglion von ihm abzweigte. Dafür sprach auch weiter die Tatsache, daß der zweite Nerv bei manchen Ganglien fehlte; und zwar ließ sich das Fehlen des Nerven so erklären, daß die Abzweigung vom Hauptnerven in diesem Falle erst außerhalb des Ganglions erfolgte. Die Untersuchungen von Bang haben diese Annahme bestätigt.

Das linke Parietalganglion (*nps*).

Über das linke Parietalganglion bemerkt Böhmig, daß es bei den meisten Individuen innig mit dem Visceralganglion verschmolzen sei, und eine scharfe Abgrenzung infolgedessen unmöglich sei. Nur in einigen Fällen wäre die Trennung gut ausgesprochen gewesen. Auch Schmalz kommt bei seinen makroskopischen Untersuchungen zu dem Resultat, daß sich morphologisch keine Grenze zwischen dem Visceral- und dem linken Parietalganglion feststellen lasse. Mit diesen Angaben Böhmigs und Schmalz' stimmen die Ergebnisse meiner Untersuchungen nicht überein. Ich habe auf Flächenschnitten durch die Oberfläche der Eingeweideganglien bei gut konserviertem Material und bei guter Orientierung das linke Parietalganglion ebenso scharf vom Visceralganglion abgegrenzt gefunden, wie das rechte Parietalganglion. Hierauf wurde oben bei der Beschreibung des Baues der Eingeweideganglien schon kurz hingewiesen (vgl. S. 69). Ich möchte hier nochmals auf die Textfig. 14 und 19 verweisen (*pgs*), die diese Verhältnisse besonders klar zeigen; aber auch jeder andre Flächenschnitt (Textfig. 15, 17, 18 *pgs*) läßt die Abgrenzung des linken Parietalganglions nach innen hin erkennen. Es muß allerdings zugegeben werden, daß das, was hier als linkes Parietalganglion bezeichnet wird, nicht im vollen Umfange dem entspricht, was Böhmig und mit ihm Schmalz darunter verstehen. Böhmig beschreibt es folgendermaßen: »Dies Ganglion viscerale parietale sinistrum, seu ganglion palliale sinistrum hat eine nierenförmige Gestalt und liegt mit seiner Convexität in der Concavität des Mantels des Ganglion intestinale. Seine Länge beträgt 0,7 mm, seine Höhen- und Breitendurchmesser 0,48 mm.« Nimmt man noch die Figuren Böhmigs (Fig. 2, Taf. I, Fig. 7. Taf. II) zu Hilfe, so wird es klar, daß Böhmig als linkes Parietalganglion nur den äußeren Teil desselben bezeichnet, der an das linke Pleuralganglion anstößt. Nach innen wird das Ganglion daher nach Böhmig auf seiner ganzen Ausdehnung vom Visceralganglion begrenzt. Nach meinen Befunden dehnt sich der vordere Teil des linken Parietalganglions im Innern der Ganglienmasse bis zur Mittellinie aus und stößt hier mit dem rechten Parietalganglion zusammen (Textfig. 14 und 19 *pgs* und *pgd*). Das Visceralganglion (*vg*) wird von den beiden Parietalganglien nach hinten gedrängt und liegt wie ein Keil in dem Winkel, den beide miteinander bilden. An Form ist das linke Parietalganglion etwa dem rechten gleich, doch ist es kleiner als dieses. Seine Grenze gegen das Visceral- und rechte Parietalganglion hin ist nicht eine gerade Linie, wie die innere Grenzlinie des rechten Parietalganglions, sondern schließt einen stumpfen Winkel ein. Jeder Flächenschnitt zeigt das linke Parietalganglion von fünf Seitenlinien begrenzt (Textfig. 14 *pgs*), nämlich 1. einer vorderen freien (d. h. nach dem Bindegewebe hin gelegenen) Seite, 2. einer Grenzlinie gegen das linke Pleuralganglion (*plgs*), 3. einer hinteren freien Seite, 4. einer Grenzlinie gegen das Visceralganglion (*vg*) und 5. einer Grenzlinie gegen das rechte Parietalganglion (*pgd*). Zum Vergleich mit den oben angeführten Maßen Böhmigs für das Parietalganglion will ich hier die mittleren Maße für die fünf Seiten des Ganglions angeben: 1. Seite = 300—350 μ, 2. Seite = 850 μ, 3. Seite = 250 μ, 4. Seite = 750 μ, 5. Seite = 500 μ. Der größte mittlere Durchmesser des Ganglions beträgt 1,1 mm. Die hintere freie Seite ist dorsal meist breiter als ventral; die Bindegewebssepten, die sie beiderseits begrenzen, verlaufen also nicht einander parallel, sondern konvergieren nach der Ventralseite zu. (Man vergleiche daraufhin die Schnitte durch die Dorsalseite und die Mitte [Textfig. 14 und 17 *pgs*] mit den beiden Schnitten durch die Ventralseite [Textfig. 20 und 21 *pgs*].)

Die centrale Punktsubstanz des linken Parietalganglions ist nach allen Seiten hin von einer Ganglienzellrinde umschlossen. Nur an der Ventralseite bleibt eine Stelle vollständig oder fast vollständig von der Zellbedeckung frei: es ist dies die von Schmalz als »Band« bezeichnete Faserverbindung von dem linken Parietalganglion durch das Visceralganglion hindurch zum rechten Parietalganglion hinüber (Textfig. 20 und 21 *bn*) (vgl. S. 89). Diese Faserverbindung liegt meist unmittelbar unter der Oberfläche der Ganglien.

Die Zellrinde besitzt ihre größte Mächtigkeit in dem nach vorn gekehrten Teil des linken Parietalganglions (Textfig. 17 und 18 *pgs*). Sie füllt hier den ganzen Raum zwischen den beiden Grenzsepten aus und reicht nach innen fast bis in die Mitte des Ganglions hinein. Die dorsale Zellschicht ist bei weitem mächtiger als die ventrale. Die Größe der Ganglienzellen ist sehr verschieden: der Punktsubstanz zunächst liegen kleine und mittelgroße Zellen; nach der Peripherie hin nimmt die Größe der Zellen zu. Unter den großen Zellen an der Peripherie kommen Riesenzellen vor, die einen Durchmesser von etwa 200 μ haben. Diese sind stets nur in geringer Anzahl vorhanden, während am zahlreichsten die Zellen von einem Durchmesser von 60—80 μ sind. Die Riesenzellen sind fast ganz auf den vorderen Teil des Ganglions beschränkt (Textfig. 17 und 18 *pgs*). Regelmäßig kommt außerdem eine Riesenzelle an der hinteren freien Seite rechts vom linken Pallialnerven (*nps*) vor (Textfig. 18).

Die Punktsubstanz des linken Parietalganglions steht nach beiden Seiten mit den angrenzenden Ganglien durch breite Faserbrücken in Verbindung. Aus ihr geht nur ein Nerv hervor, der Nervus pallialis sinister.

Nervus pallialis sinister (*nps*).

Der linke Mantelnerv entspringt am linken oberen Rande der hinteren Seite des Ganglions, an der Grenze des linken Pleuralganglions.

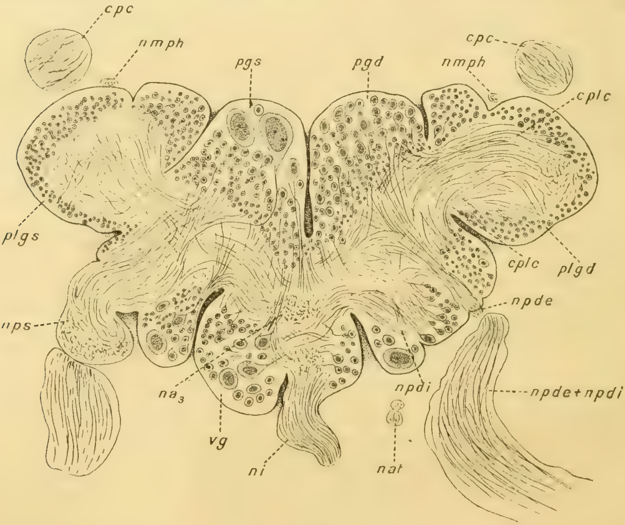


Fig. 17.

Flächenschnitt in mittlerer Höhe durch den Eingeweideganglienkomplex einer jungen Schnecke. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 96. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Es ist ein starker Nerv, etwa von der Stärke des Nervus olfactorius. Die Textfig. 15 (*nps*) zeigt, daß der Nerv an seiner Austrittsstelle einen nach der Medianlinie des Tieres zu offenen Bogen bildet. Dieser kommt dadurch zustande, daß die Fasern des Nerven, die im Ganglion der schrägen Pleuralgrenze parallel verlaufen, bei ihrem Eintritt ins Bindegewebe sich zur Längsachse des Tieres parallel stellen und in gerader

Richtung nach hinten ziehen. Den Bogen zeigt auch Textfig. 17 *nps*. Böhmig hat schon auf dieses Verhalten aufmerksam gemacht.

Der Nerv erhält seine Fasern aus drei verschiedenen Ganglien, dem linken Parietalganglion, dem linken Pleuralganglion und dem Visceralganglion. Den linken Teil des Nerven bilden hauptsächlich Fasern aus dem Pleuralganglion (Textfig. 18 *nps*). Diese gehen entweder aus der Punktsubstanz desselben hervor, oder sie sind Fortsätze seiner Ganglienzellen. Als Ursprungszellen kommen namentlich Zellen des vorderen inneren Randes des Pleuralganglions nahe der Parietalgrenze in Betracht; andre Ursprungszellen liegen an der hinteren inneren Seite des Ganglions, der Austrittsstelle des Nerven benachbart (Textfig. 18 *nps*). Zusammen mit den Verbindungsfasern der beiden Ganglien gelangen die Fasern des Mantelnerven ins Parietalganglion hinein und biegen dort nach hinten zur Austrittsstelle des Nerven ab. Die aus der vorderen Rinde des Pleuralganglions kommenden Fasern müssen die Verbindungsfasern kreuzen. Sein stärkstes Faserbündel erhält der Nerv aus seinem eigenen Ganglion. Wie Textfig. 17 zeigt,

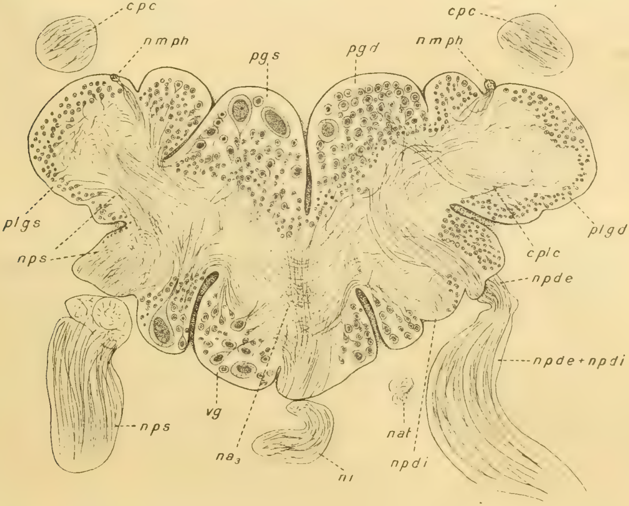


Fig. 18.

Wie Fig. 17. Dieser Schnitt (30 μ dick) folgt ventralwärts auf den auf Fig. 17 dargestellten Flächenschnitt. Oc. III. Obj. 3. Vergr. 96. Auf $^2/_3$ verkleinert.

kommt dieses Bündel aus der vorderen Zellschicht und vereinigt in sich die Achsenfasern einer großen Anzahl von Zellen namentlich aus dem linken Teil und der Mitte dieser Zellschicht, darunter auch die Achsenfasern einiger Riesenzellen. Dieses Faserbündel läuft quer durch das Ganglion hindurch über die Verbindungsfasern hinweg oder sie kreuzend der Austrittsstelle des Nerven zu (Textfig. 17). Es bildet hauptsächlich den oberen Teil des Nerven. Die Mitte und der rechte Teil desselben erhalten Fasern aus der hinteren Zellrinde des eigenen Ganglions und aus der des Visceralganglions. Diese Fasern verlaufen parallel den Connectivfasern der beiden Ganglien, deren hinteren Teil sie einnehmen, und kreuzen an ihrer Mündungsstelle teilweise das aus dem vorderen Teil des linken Parietalganglions kommende Faserbündel. Auf Sagittalschnitten erkennt man, daß der linke Mantelnerv auch noch aus Zellen der Dorsal- und Ventraldecke seines Ganglions Fasern erhält. Außerdem müssen auch noch die Fasern erwähnt werden, die aus der Punktsubstanz des Ganglions hervorgehen.

Nach v. Ihering soll der Nervus pallialis sinister aus zwei in eine gemeinsame Scheide eingeschlossenen Nerven bestehen. Unter den zahlreichen Individuen, die ich im Laufe meiner Arbeit daraufhin untersucht habe, habe ich nur bei einem einzigen die Angabe v. Iherings bestätigt gefunden. Der linke Mantelnerv war in diesem Falle doppelt, während der rechte, der sonst stets doppelt ist, einfach war. Auch dies stimmt mit den v. Iheringschen Angaben überein. Es handelte sich hier nicht etwa um eine linksgewundene Schnecke, wie man vielleicht vermuten könnte.

Das rechte Parietalganglion (*pgd*).

Das rechte Parietalganglion ist stets größer als das linke; es ist das größte Ganglion des Eingeweideganglienkomplexes überhaupt (Textfig. 14 und 19 *pgd*). An Gestalt ist es dem linken Parietalganglion (*pgs*) sehr ähnlich. Ein Unterschied besteht, wie schon oben erwähnt wurde (vgl. S. 75), darin, daß die innere Grenzlinie des rechten Parietalganglions eine gerade Linie bildet, während die des linken einen stumpfen Winkel einschließt. Die Form des Ganglions ist nach Böhmig die eines schiefen abgestumpften Kegels, »dessen Spitze nach links und vorn und dessen Basis nach hinten und rechts gewandt ist«. Die Basis des Kegels gleicht nach Schmalz einer Ellipse, deren große Achse doppelt so lang ist wie die kleine. An der Oberfläche weist das Ganglion verschiedene Einkerbungen auf. Ziemlich regelmäßig tritt auf der Dorsalseite eine Furche auf, die quer über das Ganglion hinweg von der Mitte der linken zur Mitte der rechten Seite läuft und das Ganglion in zwei fast gleiche Hälften teilt. Diese Furche ist Textfig. 19 rechts angedeutet (*pgd*). Wie beim linken Parietalganglion ist auch beim rechten die hintere freie Seite dorsalwärts meist breiter als ventralwärts. So betrug sie bei einer Schnittserie z. B. ziemlich nahe der dorsalen Oberfläche (das Pleuralganglion war noch nicht angeschnitten) 1 mm. Etwa 100 μ tiefer maß dieselbe Seite 0,65 mm und noch einmal 100 μ tiefer nur noch 0,25 mm.

Wie das linke Parietalganglion ist auch das rechte bis auf das »Band« an der Ventralseite (Textfig. 20 *bn*) auf seiner ganzen Oberfläche von einer Ganglienzellrinde umschlossen. Diese ist an der vorderen Seite am mächtigsten (Textfig. 15, 17, 18 *pgd*) und an der Dorsalseite mächtiger als an der Ventralseite. Mehr noch als beim linken Parietalganglion fällt beim rechten der Größenunterschied der Ganglienzellen untereinander auf (Textfig. 19 *pgd*). Die Anordnung der Zellen ist hier ebenso wie dort: die kleineren Zellen liegen der Punktsubstanz näher, die großen näher der Oberfläche. Unter den großen Zellen der Peripherie finden sich die größten, die bei *Helix* überhaupt vorkommen. Von diesen Riesenzellen liegen die meisten in der Dorsaldecke, sowohl vorn wie hinten, wie Textfig. 19 (*pgd*)

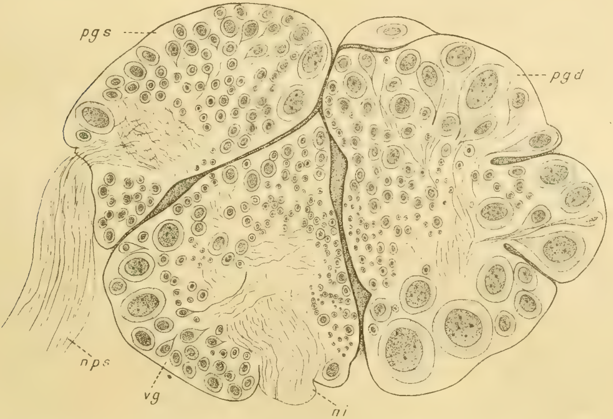


Fig. 19.

Flächenschnitt durch die Dorsaldecke der drei mittleren Ganglien des Eingeweideganglienkomplexes einer ausgewachsenen Schnecke. Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^2/_3$ verkleinert.

zeigt; die beiden Riesenzellen am hinteren Rande, die die Figur darstellt, haben einen Durchmesser von 240 μ. Auch mehr in der Tiefe kommen noch einzelne Riesenzellen vor, so zeigt z. B. die Textfig. 17 eine solche links von der Austrittsstelle des Nervus pallialis dexter internus (*npdi*). Die Ventraldecke enthält vorwiegend große und mittelgroße Zellen. Am zahlreichsten sind beim rechten Parietalganglion wie beim linken Zellen von einem Durchmesser von 50—100 μ.

Die Punktsubstanz des rechten Parietalganglions steht mit der des rechten Pleuralganglions und der des Visceralganglions in unmittelbarer Verbindung. Aus ihr gehen drei Nerven hervor: die beiden rechten Mantelnerven, die von Böhmig als äußerer und innerer unterschieden werden, und der sehr feine Aortennerv.

Nervus pallialis dexter externus und internus (*npde* und *npdi*).

Die beiden Nerven verlassen das Ganglion benachbart auf seiner Unterseite, in der Mitte des hinteren Randes (Textfig. 17 und 18 *npde* und *npdi*). Meist sind sie gleich stark; einzeln kommen sie an Stärke dem linken Mantelnerven nicht gleich, doch sind sie zusammengenommen stärker als dieser. In bezug auf ihren Faserverlauf im Ganglion ließ sich eine überraschende Übereinstimmung der beiden rechten Mantelnerven mit dem linken feststellen. Wie dieser empfangen auch sie ihre Fasern außer aus ihrem eigenen Ganglion aus den beiden anliegenden Ganglien. Aus Zellen der Dorsaldecke des rechten Parietalganglions, worunter sich auch ein Teil der Riesenzellen befindet, geht ein dorsales Faserbündel hervor, das zu den Nerven herabsteigt. Ein starkes Faserbündel wird dem äußeren der beiden Nerven aus Zellen der vorderen Wand des Parietalganglions geliefert (Textfig. 17 *pgd*). Dieses zieht zwischen den Connectivfasern quer hindurch und erreicht in einem nach rechts offenen Bogen die Austrittsstelle des Nerven (*npde*). Es sind hauptsächlich Zellen der rechten Hälfte der Vorderwand, die diesem Faserbündel den Ursprung geben, während die linke Hälfte ein entsprechendes Bündel dem inneren rechten Mantelnerven zusendet. Der äußere Nerv (*npde*) erhält außerdem Fasern aus dem rechten Pleuralganglion (Textfig. 17 *plgd*), deren Ursprungszellen sowohl an der vorderen als auch an der hinteren Rindenschicht desselben zu suchen sind. Der innere Nerv (*npdi*) bezieht anstatt dessen ein starkes Faserbündel aus dem Visceralganglion (*vg*). Dieses ist auf dem Schnitt, den Textfig. 17 darstellt, angeschnitten. Es kommt aus den großen und mittelgroßen Zellen des linken Teils der hinteren Zellrinde des Visceralganglions; von dort zieht es nach rechts über die Fasern des

Nervus intestinalis (*ni*) hinweg, (wie aus Textfig. 17 und 18 hervorgeht), und dicht an der hinteren Ganglienzellrinde vorbei und biegt dann nach hinten zur Austrittsstelle des Nerven um. Außer den eben beschriebenen Faserbündeln, die aus Zellen hervorgehen, nehmen die beiden rechten Mantelnerven auch Fasern in sich auf, die in der Punktsubstanz ihres Ganglions und der des rechten Pleuralganglions ihren Ursprung haben.

Die Austrittsstelle der beiden rechten Mantelnerven liegt tiefer als die des linken. Entweder entspringen beide in gleicher Höhe und vermischen dann meist an der Austrittsstelle ihre Fasern so innig miteinander, daß man beide nicht voneinander unterscheiden kann, oder der innere Mantelnerv liegt etwas tiefer als der äußere. (Ein solcher Fall liegt bei den Textfig. 17 und 18 vor.)

Nach den Untersuchungen von Schmalz sollen die rechten Mantelnerven, wie es seine Fig. 6*b* darstellt, an der Unterseite der Ganglien aus der rechten Ecke des »connectivartigen Bandes« hervorgehen, das eine Verbindung zwischen den drei mittleren Eingeweideganglien herstellt. Diese Angabe hat sich nicht bestätigt; es hat sich vielmehr durch die Schnittmethode feststellen lassen, daß die beiden rechten Mantelnerven direkt aus dem Parietalganglion entspringen, genau wie der linke Mantelnerv, nur tiefer als dieser. Meist schließt sich die Zelldecke ventral wieder über den Nerven (Textfig. 20 *npd*); zuweilen jedoch bleibt ihre Austrittsstelle ventral von einer Zellbedeckung frei, und ein solcher Fall mag vielleicht bei makroskopischer Betrachtung eine direkte Verbindung der Mantelnerven mit den oberflächlichen Connectivfasern, dem »Band«, vortäuschen können. Die Schmalzschen Angaben sind auch durch die makroskopischen Untersuchungen von Bang richtiggestellt worden.

Nervus aortae (*nat*).

Der sehr feine Aortennerv entspringt nach Schmalz am unteren Rande des rechten Parietalganglions etwa in der Mitte zwischen den beiden Grenzeinkerbungen. Die Schnittmethode hat ergeben, daß die Austrittsstelle des Aortennerven mehr links liegt, als von Schmalz angegeben wird, und zwar tritt der Nerv an der Grenze zwischen dem Visceral- und rechten Parietalganglion oder ganz in deren Nähe aus (Fig. 15 *nat*). Seine Fasern verlaufen meist der Bindegewebssepte, die die Grenze zwischen den beiden Ganglien bildet, parallel am äußeren Rande der Zellrinde des rechten Parietalganglions entlang und ziehen nach hinten. In der Punktsubstanz des Ganglions lassen sie sich nur eine kurze Strecke dorsalwärts verfolgen. In einem Falle ließ sich außer diesen dorsalen Fasern noch ein sehr feines ventrales Faserbündel feststellen, das eine kurze Strecke ventralwärts dicht über der Zellrinde hinlief und in der Punktsubstanz endete.

Das Visceralganglion (*vg*).

Das mittlere der fünf Eingeweideganglien, das Visceralganglion, das bei v. Ihering und Böhmig Ganglion genitale, bei Simroth Ganglion abdominale heißt, ist stets kleiner als das rechte Parietalganglion und wenig größer oder ebenso groß wie das linke. Böhmig gibt an, daß das Visceralganglion das größte Ganglion des Komplexes sei, doch rechnet er ja, wie oben (S. 74) ausgeführt wurde, links vom Ganglion noch ein beträchtliches Stück zu demselben, das nach meinen Befunden dem linken Parietalganglion zugehört. Daher besitzt das Ganglion auch nicht die Gestalt eines Kegels, die es nach Böhmigs Beschreibung haben soll. Es erreicht nirgends die Vorderfläche des Ganglienkomplexes; denn die beiden Parietalganglien, die es links und rechts begrenzen, stoßen in der vorderen Hälfte des Komplexes mit ihren Innenflächen zusammen und drängen dadurch das Visceralganglion nach hinten. Dieses liegt in dem Winkel, den die beiden nach hinten auseinanderweichenden Innenflächen der Parietalganglien miteinander bilden (Textfig. 14 *vg*). Die Gestalt des Visceralganglions läßt sich daher wohl am besten mit der eines Keils vergleichen, der zwischen den beiden Parietalganglien eingeklemmt liegt und dessen gekrümmte Rückenfläche nach hinten gerichtet ist. Auf Flächenschnitten hat das Ganglion die Form eines nahezu gleichschenkligen Dreiecks (Textfig. 14 und 19 *vg*): die beiden gleichen Schenkel bilden die Begrenzungslinien nach den Parietalganglien (*pgs* und *pgd*) hin; die Basis des Dreiecks ist nach hinten gerichtet und grenzt ans Bindegewebe. Sie ist stets eine gekrümmte Linie. Die Ventralseite des Visceralganglions ist an ihrem hinteren Rand meistens breiter als die Dorsalseite; diese Verbreiterung geschieht auf Kosten der Parietalganglien (Textfig. 20 *vg*). In der Mitte der hinteren Seite tritt regelmäßig eine mehr oder weniger tiefe Einkerbung auf (Textfig. 14, 17, 18), die links von der Austrittsstelle des Nervus intestinalis (*ni*) liegt.

Alle nach dem Bindegewebe hin gerichteten Flächen des Visceralganglions sind von einer Ganglienzellrinde umschlossen; ausgenommen ist nur wie bei den Parietalganglien das »Band« auf der Rückseite (Textfig. 20 und 21 *bn*), doch kann auch hier eine dünne Zellbedeckung vorkommen. Die dorsale Zelldecke ist stets mächtiger als die ventrale.

In der Ganglienzellrinde des Visceralganglions kommen wie bei den Parietalganglien Zellen aller Größen vor, von denen die größeren der Peripherie am nächsten liegen. Riesenzellen finden sich am hinteren Rande des Ganglions, und zwar in größerer Anzahl an der ventralen als an der dorsalen Seite. [Man vergleiche Textfig. 14 (*vg*) mit Textfig. 20 und 21 (*vg*).] Sie liegen dort hauptsächlich links von der Austrittsstelle des Analnerven (*na*).

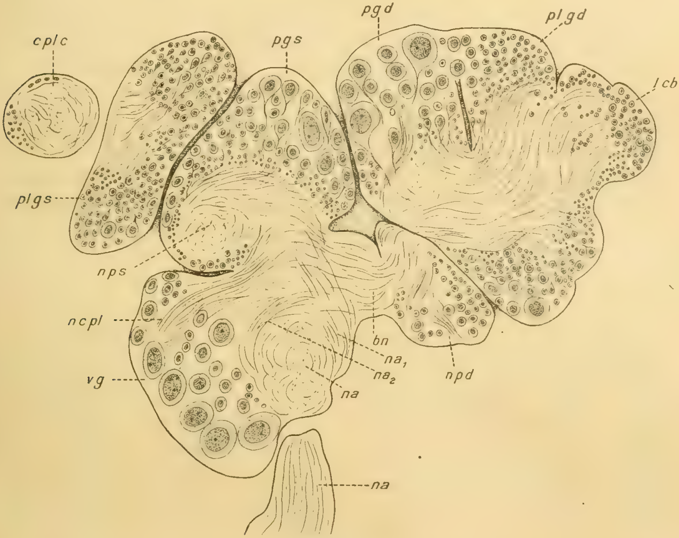


Fig. 20.

Flächenschnitt durch den ventralen Teil des Eingeweideganglienkomplexes einer ausgewachsenen Schnecke. Ventrale Connectivfasern (*bn*). Verlauf des Nervus cutaneus pallialis (*ncpl*). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Aus der Punktsubstanz des Visceralganglions gehen außer den Faserverbindungen mit den Parietalganglien drei Nerven hervor: der Nervus cutaneus pallialis, der Nervus intestinalis und der Nervus analis.

Nervus cutaneus pallialis (*ncpl*).

Der Nervus cutaneus pallialis, den v. Ihering als Nervus cutaneus bezeichnet hat, tritt nach Schmalz am unteren Rande des Ganglions in der Nähe des Nervus pallialis sinister aus und besitzt die Stärke des Nervus peritentacularis internus. Schnitte zeigen, daß der Nerv, bevor er das Ganglion verläßt, dicht an der Grenzkerbe zwischen dem linken Parietalganglion und dem Visceralganglion entlang läuft (Textfig. 20 *ncpl*); seine Austrittsstelle liegt demnach an der äußersten linken Seite des Visceralganglions. Die Höhe der Austrittsstelle ist nicht konstant; doch liegt sie stets tiefer als die des Intestinalnerven und höher als die des Analnerven. Im Bindegewebe läuft der Nerv oft noch fast bis zur Mitte des Visceralganglions neben diesem her, um sich erst dann nach hinten zu wenden. Das Ursprungsgebiet des Nerven liegt im Visceralganglion und im linken Parietalganglion. Er wird aus zwei Faserbündeln gebildet, die man als rechtes und linkes bezeichnen kann. Das rechte kommt aus Zellen, die am hinteren Rande des Visceralganglions an der Grenze des rechten Parietalganglions, und zwar etwas höher als die Austrittsstelle des Nerven liegen. Es zieht quer vor dem dorsalen Bündel des Analnerven her und vereinigt sich mit dem linken Faserbündel. Dieses geht aus der Punktsubstanz des Visceralganglions und des linken Parietalganglions hervor; ein Zusammenhang seiner Fasern mit Zellen ließ sich nicht nachweisen.

Nervus intestinalis (*ni*).

»Am Rand der hinteren Spitze des Visceralganglions verläßt der Nervus intestinalis nach Simroth, Nervus genitalis nach v. Ihering das Ganglion.« Er entspricht an Stärke etwa dem äußeren Lippennerven. Die Textfig. 17—19 (*ni*) zeigen, daß der Nerv zwar aus der hinteren Spitze des gesamten Ganglienkomplexes hervorgeht, doch nicht aus der Mitte des Visceralganglions (*vg*), die durch die oben beschriebene Einkerbung bezeichnet wird, sondern aus dem Rande seiner rechten Hälfte. Im Bindegewebe verläuft der Nerv zunächst eine kurze Strecke nach rechts und wendet sich dann in einer scharfen Biegung nach links, wie Textfig. 18 (*ni*) zeigt.

Das Ursprungsgebiet des Nerven ist ein umfangreiches: es umfaßt das Visceralganglion und die Parietalganglien. Der Nerv erhält Fasern aus den Zellen der hinteren Rinde seines Ganglions, die zu beiden Seiten seiner Austrittsstelle liegen. Im mittleren Teile des Ganglions zieht ein starkes Faserbündel von vorn nach hinten quer über die Verbindungsfasern der Ganglien hinweg (Textfig. 18) in den Nerven hinein. Es kommt aus Zellen des vorderen Teiles der beiden Parietalganglien (*pgs* und *pgd*), die der Grenzkerbe zwischen beiden anliegen (Textfig. 17 und 18). Darunter befinden sich auch Riesenzellen. In der Mitte des Visceralganglions etwa trifft dieses Bündel, wie es die Textfig. 17 und 18 zeigen, auf ein starkes von oben nach unten ziehendes

Faserbündel, das dem Analnerven angehört (na_3). Dieses wird von den Fasern des Intestinalnerven zum Teil durchkreuzt, zum Teil umfaßt. Aus Zellen der hinteren. beiderseits an das Visceralganglion angrenzenden Zellrinde der Parietalganglien werden dem Intestinalnerven Fasern zugesandt, die, wie es Textfig. 18 zeigt, unmittelbar vor der Rinde des Visceralganglions (*vg*) herziehen, bevor sie in den Nerven eintreten. Mit den beschriebenen Fasern, die direkt aus Zellen hervorgehen, vereinigen sich bei ihrem Verlauf durch die Punktsubstanz solche, die in dieser ihren Ursprung haben.

Nervus analis (*na*).

Der Analnerv (Simroth), den v. Ihering Nervus pallialis medius nennt, verläßt unter dem Intestinalnerven und etwas links seitlich von ihm das Ganglion. Er ist meistens, wie Böhmig und Schmalz angeben, ebenso stark wie der Intestinalnerv, bei einigen Individuen aber etwas stärker als dieser. Nach Schmalz soll der Analnerv nicht direkt aus dem Visceralganglion hervorgehen, sondern aus der Verlängerung der »rechteckigen Commissur« an der Unterseite des Ganglions. (Vgl. die Fig. 6*b* von Schmalz.) Es sind allerdings, wie unten ausgeführt werden soll, dicht unter der ventralen Oberfläche des Ganglions Faserzüge vorhanden, die in den Analnerven ziehen und andrerseits in Zusammenhang mit den Connectivfasern des »Bandes« stehen (Textfig. 20 und 21 *bn*). Sie weisen meist keine Bedeckung durch Zellen auf und sind daher wohl bei makroskopischer Betrachtung sichtbar. Der Hauptteil des Nerven aber geht direkt aus der Tiefe des Ganglions etwa in der Mitte seiner Unterseite hervor. (Vgl. die Fig. 3 von Bang.) Nach seinem Austritt wendet sich der Nerv nach rechts und muß infolgedessen den nach links ziehenden Intestinalnerven kreuzen.

Die Fasern des Analnerven kommen aus dem Visceralganglion und den Parietalganglien. In der Nähe seiner Austrittsstelle empfängt er ein starkes Faserbündel, das seinen Ursprung in Zellen der ventralen vorderen Zellrinde des linken Parietalganglions (*pgs*) hat. [Es ist auf Textfig. 20 und 21 dargestellt (na_1).] Dieses Bündel zieht dicht unter der ventralen Peripherie her von vorn nach hinten und kreuzt dabei die horizontal verlaufenden Fasern des Bandes (Textfig. 20 und 21 *bn*). Es tritt von der rechten Seite her in den Nerven ein. Ebenso nahe unter der ventralen Oberfläche her verläuft ein zweites fast gleichstarkes Bündel, das man auf Textfig. 21 von vorn und von links in den Nerven eintreten sieht (na_2). Es kommt von der rechten Seite, wie aus Textfig. 20 und 21 hervorgeht, und zieht parallel mit den

Verbindungsfasern des Bandes, dessen hinteren Rand es einnimmt, quer über der Ventralseite des Visceral- und rechten Parietalganglions hin. Seinen Ursprung hat es in den Zellen der ventralen hinteren Rinde des rechten Parietalganglions und nimmt außerdem Fasern in sich auf, die aus der Punktsubstanz dieses Ganglions stammen. Bei seinem Eintritt in den Nerven kreuzt dieses Faserbündel (na_2),

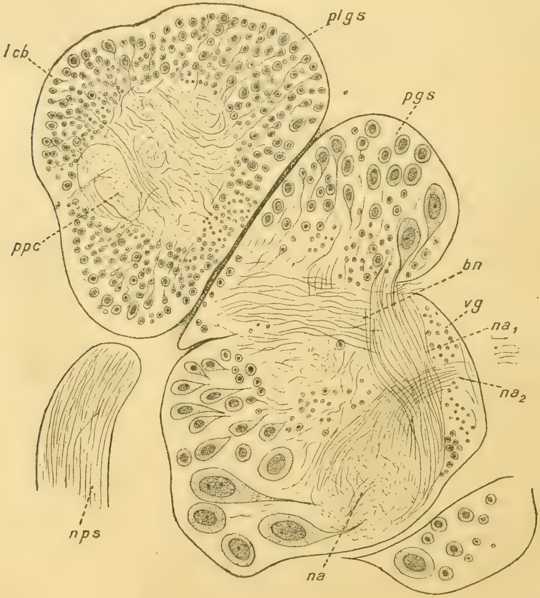


Fig. 21.

Flächenschnitt durch die Ventralseite des linken Teils des Eingeweideganglienkomplexes einer ausgewachsenen Schnecke. Verlauf des 1. und 2. Wurzelbündels des Analnerven (na_1 und na_2). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^3/_4$ verkleinert.

wie Textfig. 20 und 21 zeigt, das aus dem linken Parietalganglion stammende Bündel (na_1). Es ist anzunehmen, daß diese beiden oberflächlich verlaufenden Bündel der direkten Faserverbindung entsprechen, die Schmalz für den Analnerven mit dem connectivartigen Band beschrieben und abgebildet hat.

Außer diesen beiden Bündeln empfängt der Nerv an seiner Austrittsstelle auch noch Fasern, die aus den großen Ganglienzellen der

Ventralseite des Visceralganglions stammen, besonders aus den Riesenzellen links von ihm (Textfig. 21).

Das Hauptfaserbündel des Analnerven ist das schon bei der Beschreibung des Intestinalnerven erwähnte Bündel, das von der Dorsalseite des Visceralganglions kommt und fast senkrecht zur Ventralseite zieht. Es stellt sich auf Flächenschnitten als ein quergetroffenes starkes Bündel dar (Textfig. 17, 18 na_3), das in der Mitte des Ganglions vor der Austrittsstelle des Intestinalnerven (*ni*) liegt. Bei seinem Verlaufe durch das Ganglion hindurch nimmt es bedeutend an Stärke zu, da es aus der angrenzenden Punktsubstanz und aus benachbarten Zellen Fasern aufnimmt. Seine Beziehung zum Intestinalnerven wurde bei der Beschreibung dieses Nerven schon erwähnt (s. S. 84).

Die Connective der Eingeweideganglien.

Das Cerebropleuralconnectiv (*cplc*).

Das Cerebropleuralconnectiv tritt aus dem seitlichen Rande des Pleuralganglions, aus der Spitze des Cerebrallobus hervor (Textfig. 14 und 15 *cplc*). Der Faserverlauf des Connectivs im Cerebralganglion ist S. 62 besprochen worden. Es wird sich nun hier darum handeln, die Ursprungszellen der Fasern festzustellen, die im Cerebralganglion enden, und andrerseits die Fasern, die aus dem Cerebralganglion kommen, in die Eingeweideganglien hinein zu verfolgen. Die in den Eingeweideganglien entspringenden Fasern sollen auch hier als aufsteigende, die in den Cerebralganglien entspringenden als absteigende bezeichnet werden.

Die aufsteigenden Fasern kommen zum größten Teil aus Zellen des dem betreffenden Pleuralganglion benachbarten Parietalganglions. Es kommen für sie Zellen fast aller Teile des Parietalganglions in Betracht, ganz besonders aber Zellen der vorderen Zellrinde, die in der Nähe der Pleuralgrenze liegen (Textfig. 17 rechts [*pgd*], Textfig. 15 links und rechts [*cplc*]). Textfig. 18 rechts zeigt solche aus der vorderen Parietalrinde hervorgehende Connectivfasern (*cplc*), die über die Verbindungsfasern des Parietal- und Pleuralganglions hinweg schräg nach hinten rechts ins Pleuralganglion ziehen, wo sie an der hinteren Zellrinde entlang laufen. Die Connectivfasern, die Textfig. 17 rechts darstellt (*cplc*), biegen dicht hinter der Zellrinde nach dem Pleuralganglion (*plgd*) um und ziehen an seiner vorderen Seite entlang. Dieselbe Figur zeigt Connectivfasern (*cplc*), die aus der hinteren Zellrinde des rechten Parietalganglions (*pgd*) an der Pleuralgrenze hervorgehen. Auch die hintere Zellrinde des Visceralganglions sendet Fasern in das Cerebropleuralconnectiv hinein. Das Pleuralganglion dagegen ist nur in geringem Maße an der Bildung von Connectivfasern beteiligt und kommt in der Hauptsache als Durchzugsgebiet für die Fasern in Betracht. Dies zeigen am besten solche Schnitte, die das Connectiv längs treffen und zugleich die Verbindung des Pleuralganglions mit dem Parietalganglion anschneiden.

Die absteigenden Fasern des Cerebropleuralconnectivs ziehen durch das Pleuralganglion hindurch und enden in der Punktsubstanz des angrenzenden Parietalganglions und des Visceralganglions, zum geringen Teil auch erst in der des Parietalganglions der andern Seite.

An der unteren Seite des Cerebropleuralconnectivs lassen sich Fasern nachweisen, die durch das Pleuralganglion hindurch in das Pleuropedalconnectiv übertreten. In einem Falle was es möglich, diese Fasern bis ins Pedalganglion hinein zu verfolgen, wo sie in der Mitte der Vorderseite aus dorsalen Zellen ihren Ursprung nahmen. Diese direkte Faserverbindung des Cerebralganglions mit dem Pedalganglion durch das Pleuralganglion hindurch ist sehr merkwürdig; sie ist natürlich wegen des Vorhandenseins eines starken Cerebropedalconnectivs nur von untergeordneter Bedeutung.

Das Pleuropedalconnectiv (*ppc*).

Über das Pleuropedalconnectiv bemerkt Schmalz folgendes: »Auf der Mitte der Unterseite der Pleuralganglien etwa tritt das Pleuropedalconnectiv aus und in die darunter liegenden Pedalganglien ein. Es besitzt kaum eine Längenausdehnung, da die Pleural- und Pedalganglien hier einander aufliegen. Deshalb läßt sich auch über seine Stärke nichts Bestimmtes sagen; doch ist sein Durchmesser stärker als der der Schlundringconnective.« Diese Angaben werden durch die Schnittmethode bestätigt.

Während das Pleuralganglion an der Bildung des Cerebropleuralconnectivs kaum beteiligt ist, nimmt es an der Bildung des Pleuropedalconnectivs hervorragenden Anteil. Querschnitte durch das Connectiv vor seinem Austritt aus dem Pleuralganglion (Textfig. 14, 21 *ppc*) zeigen, wie von allen Seiten die das Connectiv einschließenden Ganglienzellen ihre Achsenfasern hineinsenden. In der Punktsubstanz des Pleuralganglions enden die meisten der Fasern, die das Connectiv aus dem Pedalganglion mit sich führt. Wie weit die übrigen Ganglien des Eingeweideganglienkomplexes an der Bildung des Pleuropedalconnectivs beteiligt sind, läßt sich schwer feststellen, da es unmöglich ist, Schnitte herzustellen, die zugleich das Pleuropedalconnectiv und die Faserverbindung zwischen Pleural- und Parietalganglion längs treffen.

In einem Falle ließ sich ein Faserbündel aus dem Pleuropedalconnectiv bis in die Punktsubstanz des zunächst liegenden Parietalganglions hinein verfolgen, wo es endigte. Über den direkten Zusammenhang zwischen dem Cerebropleural- und dem Pleuropedalconnectiv s. S. 88.

Die Connective des Eingeweideganglienkomplexes.

Die Verschmelzung der fünf Ganglien des Eingeweideganglienkomplexes ist, wie schon Böhmig festgestellt hat, eine sehr innige. Die Ganglien werden durch breite Punktsubstanzbrücken miteinander verbunden. Dies gilt vor allem für die drei mittleren Ganglien des Komplexes. Böhmig gibt als Maß für die Breite der Punktsubstanzbrücke zwischen dem rechten Parietalganglion und dem Visceralganglion 0,4 mm an. Durch diese Punktsubstanzbrücken hindurch besteht ein weitgehender Faseraustausch zwischen den einzelnen Ganglien. Da die Fasern Verbindungen zwischen verschiedenen Ganglien darstellen, so sollen sie hier als Connective bezeichnet werden, doch hat auch ihre Bezeichnung als Commissuren, wie sie sich bei Böhmig findet, Berechtigung, da es sich um Verbindungen zwischen Ganglien handelt, die zu einem einheitlichen Komplex verschmolzen sind.

Auf jedem Flächenschnitt durch die Eingeweideganglien, der die Punktsubstanzbrücken zwischen ihnen anschneidet, fallen die sie verbindenden Faserzüge auf. So stehen die Pleuralganglien jederseits mit den anliegenden Parietalganglien in Verbindung. Hauptsächlich Zellen, die den Punktsubstanzbrücken vorn und hinten anliegen, senden ihre Fasern ins Parietalganglion hinein (vgl. Textfig. 17, 18, 20). Diese enden entweder dort in der Punktsubstanz oder erst in der des Visceralganglions; auf geeigneten Schnitten lassen sich sogar solche Fasern auffinden, die von dem Pleuralganglion bis in die Punktsubstanz des Parietalganglions der andern Seite hinein gelangen. Ähnliche Verbindungen bestehen zwischen dem Parietalganglion mit dem Pleural- und Visceralganglion in allen Teilen des Komplexes. Besonders auffallend sind die schon mehrfach erwähnten, an der Unterseite der Eingeweideganglien gelegenen Connectivfaserzüge, die nicht von einer Zellrinde bedeckt an der Peripherie der Ganglien hervorragen und dem von Schmalz beschriebenen Bande entsprechen. Dieses Band ist Textfig. 20 im Flächenschnitt dargestellt (*bn*). Aus der Figur geht hervor, daß das Band aus Faserzügen gebildet wird, die eine Verbindung der Parietalganglien (*pgs* und *pgd*) miteinander durch das Visceralganglion (*vg*) hindurch herstellen. Man erkennt ferner, daß an diesem Band auch Fasern aus den Pleuralganglien beteiligt sind. Bei geeigneter Schnittrichtung tritt ein starkes Faserbündel hervor, das aus dem Pleuralganglion durch das anliegende Parietalganglion und das Visceralganglion hindurch ins Parietalganglion der andern Seite gelangt. Mit diesen Faserzügen vereinigen sich Fasern der auf der Unterseite der Ganglien austretenden drei starken Nerven: des Analnerven (na_1 und na_2) und der beiden rechten Pallialnerven.

3. Die Pedalganglien.

(Fig. 22—27.)

Die Pedalganglien bestehen aus zwei Ganglien, die durch zwei Quercommissuren (Textfig. 23 *ca* und Textfig. 27 *cp*) miteinander verbunden sind. An Größe und Form entsprechen sich beide meistens ziemlich genau. Ihre Form ist nach SCHMALZ (vgl. die Fig. 11a und 11b bei SCHMALZ, die die Ganglien in Ventral- und Dorsalansicht darstellen) »wohl noch scheibenförmig« infolge von dorsaler und ventraler Abplattung, doch kommt sie der Cylinderform merklich näher, als die der Eingeweideganglien. An der Peripherie zeigen die Pedalganglien verschiedene Einkerbungen. Die von BÖHMIG als Incisuren bezeichneten Einschnitte an der vorderen und hinteren Seite der Pedalganglien sind stets vorhanden (Textfig. 22 und 26 *ia*; Textfig. 22 und 23 *ip*). SCHMALZ unterscheidet an jedem Ganglion zwei Teile und sieht als Grenze zwischen ihnen die Verbindungslinie der vorderen und hinteren Incisur an. Den nach innen gelegenen Teil vergleicht SCHMALZ mit einem Rechteck mit stark abgestumpften Ecken, dessen Längsseiten bei weitem größer sind als die Querseiten. Der von der Verbindungslinie der Incisuren nach außen gelegene Teil jedes Ganglions hat nach SCHMALZ die Form eines Dreiecks, »dessen Grundlinie diese Verbindungslinie ist, dessen Spitze in der Mitte der Außenseite liegt und dessen zwei andern Seiten je eine halbkugelige Vorwölbung aufsitzt«. Die Einbuchtung zwischen den beiden Vorwölbungen tritt ebenso konstant auf, wie die als Incisuren bezeichneten Einschnitte.

Die beiden Commissuren, die die Pedalganglien verbinden, sollen nach SCHMALZ äußerlich nicht sichtbar sein, da die Ganglien fest aneinander liegen. Sie treten aus dem inneren Teil der Ganglien hervor, vor und hinter einer Einbuchtung, welche die innere Begrenzungslinie meistens in der Mitte aufweist. BÖHMIG hat die vordere als Commissura transversalis anterior, die hintere als Commissura transversalis posterior bezeichnet. Die beiden Commissuren liegen nicht in gleicher Höhe. Die Angabe von SCHMALZ, wonach die hintere Commissur höher liegen soll als die vordere, bestätigt sich nicht, sondern sie liegt, wie schon Böhmig angegeben hat, tiefer als die vordere. Diese Lage der Commissuren kommt auch im Innern der Ganglien durch ihren Faserverlauf zum Ausdruck, wie später gezeigt werden soll (S. 107). An Stärke kommen die beiden Pedalcommissuren den Commissuren andrer Ganglien nicht gleich; die vordere ist meistens etwas stärker als die hintere.

Mit den über ihnen liegenden Eingeweideganglien sind die Pedalganglien durch die kurzen, aber starken Pleuropedalconnective verbunden, die ganz auf der Oberseite der Ganglien aus der vorderen Vorwölbung heraustreten. Mit den Cerebralganglien verbinden sie die starken Cerebropedalconnective, deren Austrittsstellen am vorderen äußeren Rande der Ganglien liegen (Textfig. 22 *cpc*).

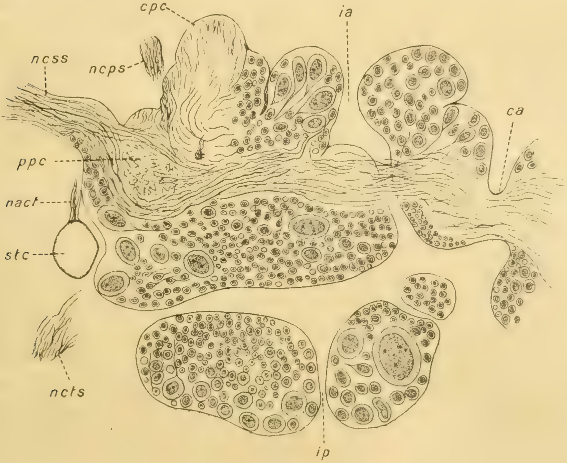


Fig. 22.

Flächenschnitt durch die Dorsalseite des linken Pedalganglions einer ausgewachsenen Schnecke. Verlauf des Nervus cutaneus pedalis secundus sinister (*ncss*). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Aus den Ganglien gehen zwei Gruppen von Nerven hervor: die drei starken Hautnerven, die am seitlichen Rande der vorderen Vorwölbung in der Nähe der Connective entspringen, und die Gruppe der Fußnerven, die auf der Unterseite der Ganglien austreten. Zu diesen letzteren kommen noch zwei sehr feine Blutgefäßnerven, die in der Nähe der vordersten Fußnerven die Ganglien verlassen.

Als Maß für die Breite der beiden Pedalganglien zusammen hat

Schmalz 1,5 mm angegeben. Diese Zahl hat sich als zu niedrig herausgestellt, und es hat sich bei der ausgewachsenen Schnecke eine durchschnittliche Breite der beiden Ganglien zusammen von etwa 2 mm ergeben. Das stimmt auch mit Böhmigs Angabe überein. Wegen der großen Verschiedenheit der Maße der Ganglien bei Schnecken verschiedenen Alters empfiehlt es sich, anstatt der absoluten Maße, wie sie sich bei Böhmig finden, die relativen Maße von Länge, Breite und Höhe der Pedalganglien anzugeben. Ihr Verhältnis zueinander hat sich als nahezu konstant herausgestellt. Wenn die Breite eines der Pedalganglien = 1 mm gesetzt wird, was der wirklichen Breite eines Ganglions bei der ausgewachsenen Schnecke entspricht, so beträgt seine Länge $^5/_4$ mm und seine Höhe $^5/_6$ mm. Es verhalten sich also Breite : Länge : Höhe = $1 : {}^5/_4 : {}^5/_6$.

Der innere Bau der Pedalganglien stimmt mit dem der Eingeweideganglien überein. Man findet wiederum eine äußere Rindenschicht aus Ganglienzellen, die einen centralen Punktsubstanzballen umschließt. An der Ventralseite, in der Nähe der Linie, wo die Fußnerven austreten, ist die Zellrinde sehr dünn oder fehlt ganz. Der Größenunterschied der Zellen ist nicht so bedeutend wie in den Cerebral- und den Eingeweideganglien. Weder kommen kleinste Zellen wie in jenen, noch Zellen von so kolossaler Größe wie in diesen in den Pedalganglien vor. Am häufigsten sind die Zellen von einem Durchmesser von 20 bis 50 μ. Unter diesen ragen nahe an der Peripherie einige wenige Zellen hervor, deren Durchmesser 100—200 μ betragen kann. Selten tritt eine noch größere Zelle auf. Die großen Zellen kommen an allen Stellen der Peripherie vor, am häufigsten an der Ober- und Unterseite. (Man vergleiche daraufhin die Textfig. 22 und 27, die Schnitte durch die Ober- und Unterseite darstellen, mit den Textfig. 23—26.)

Böhmig legt den hinteren und vorderen Incisuren der Ganglien eine besondere Bedeutung bei. Er hält sie »für die letzten Anzeichen einer ursprünglich vorhandenen, vollkommenen Trennung jedes Ganglions in zwei, so daß demnach eigentlich vier Pedalganglien vorhanden wären«. Weitere Stützen für seine Annahme findet Böhmig in dem »Vorhandensein zweier Quercommissuren, von denen die eine längere besonders die äußeren Partien verbindet, während die andre den Connex zwischen den inneren herstellt«, und ferner in der »Existenz wohlausgebildeter schräger Faserbündel, die von dem äußeren Teil der Punktsubstanz nach dem inneren laufen«. Was den ersten Punkt anbetrifft, die Beziehung der Commissuren zu den Ganglien, so besteht der von Böhmig angegebene Unterschied nicht. Es verbindet vielmehr die höher gelegene vordere Commissur mehr die dorsalen, die tiefere hintere die ventralen Partien der Ganglien. (Ausführliches darüber bei der Beschreibung der Commissuren S. 107.) Eine schräg verlaufende Commissur ist nicht vorhanden. Es besteht also nach den morphologischen Befunden keinerlei Grund zu der Annahme, daß ursprünglich jederseits zwei nebeneinander liegende Paare von Pedalganglien vorhanden gewesen wären, denn die Incisuren allein sind natürlich kein Beweis. Die Annahme Böhmigs ist auch weder vergleichend anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich begründet. Auf letzteres hat 1891 Ferdinand Schmidt hingewiesen. Er sagt darüber: »Die Ontogenie widerspricht entschieden der Anschauung Böhmigs. Bei allen Gasteropoden, ja bei allen Mollusken, bei denen die Entwicklung der Pedalganglien überhaupt verfolgt wurde, legen sich dieselben als ein Paar einheitlicher Gebilde an, eine Andeutung dafür, daß ursprünglich vier Ganglien, also zwei Paare vorhanden waren, ist nirgends gefunden.« Wie Schmidt das Auftreten der zweiten hinteren Commissur für eine sekundäre Erscheinung hält, so hält er auch die vorderen und hinteren Einschnitte der Ganglien für eine solche. Nach Simroths Angaben würde eher der seitlichen Incisur der Pedalganglien eine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung beizumessen sein. Nach Simroth sollen nämlich die Pedalganglien an der unteren Fußfläche nicht als ein symmetrisches Paar von Verdickungen angelegt werden, sondern »als zwei nahe hintereinander gelegene Paare«. »Die vier kurzen Säulen treten im Innern bald zu einer einzigen Masse zusammen.« Simroth fügt hinzu: »Wer im Anschluß an die Pallialorgane von *Nautilus* die Ableitung von einem aus zwei Metameren gebildeten Vorfahren sucht, findet hier wohl eine wichtige Stütze.« Die doppelte Anlage der Pedalganglien bringt Simroth in Beziehung zu der doppelten Commissur, welche später die beiden Pedalganglien verbindet. Außer den zwei genannten metamer geordneten Wurzeln der Pedalganglien in der Sohle des Tieres findet Simroth noch eine dritte in der Pleuralfurche (nach einer Zeichnung Textfig. 228 von A. Henchman) und glaubt, daß aus dieser Wurzel die seitlichen Abschnitte der Pedalganglien, die er als epipodiale bezeichnet, hervorgehen.

1. Die Gruppe der Hautnerven.

Die Gruppe der Hautnerven umfaßt drei starke Nerven, die am oberen seitlichen Rande der vorderen Vorwölbung beider Ganglien entspringen. Sie werden je nach ihrer Entfernung vom Vorderende des Tieres als Nervus cutaneus pedalis primus sinister und dexter, Nervus cutaneus pedalis secundus sinister und dexter und Nervus cutaneus pedalis tertius sinister und dexter bezeichnet.

a) Nervus cutaneus pedalis primus (*ncps* und *ncpd*).

Der vordere Hautnerv des Pedalganglions tritt nach Schmalz meistens zusammen mit dem Cerebropedalconnectiv »wenig vor dem am höchst gelegenen Randteil« der vorderen Vorwölbung aus dem Ganglion aus. Seine Austrittsstelle liegt stets außen vom Connectiv (Textfig. 22 *ncps*). »Verläßt der Nerv gesondert das Ganglion, so geschieht es doch immer in der Nähe des Connectivs.« An Stärke entspricht dieser Nerv dem noch zu beschreibenden Nervus cutaneus pedalis tertius; er ist schwächer als der Nervus cutaneus pedalis secundus.

Wie Schnitte zeigen, steht der vordere Hautnerv auch im Innern des Ganglions in enger Beziehung zu dem Connectiv, neben dem er austritt: er empfängt Fasern aus Zellen, die am Rande des Connectivs liegen, dort wo dieses das Ganglion verläßt, und er schickt selbst Fasern in das Connectiv hinein, die eine kurze Strecke in demselben entlang ziehen, um zwischen den Connectivfasern zu enden. Stärker als der Faseranteil des Nerven, der im Connectiv seinen Ursprung hat, ist der Teil, der aus dem Ganglion selbst hervorgeht. Es lassen sich zwei Faserbündel feststellen. Das eine kommt aus der Punktsubstanz des vorderen äußeren Teiles des Pedalganglions. Es zieht schräg nach vorn und außen und verläßt mit dem Cerebropedalconnectiv zusammen das Ganglion, um bald nach außen zur Austrittsstelle des Hautnerven abzubiegen. Das zweite Faserbündel hat seinen Ursprung im inneren Teile des Ganglions. Es geht aus der vorderen Punktsubstanz des inneren Teiles hervor und empfängt außerdem Fasern aus Zellen, die am vorderen Rande desselben und in der Dorsaldecke gelegen sind. Es zieht dicht unter der Dorsaldecke her nach außen, läuft vor dem von unten nach oben gerichteten Pleuropedalconnectiv her und muß das Cerebropedalconnectiv kreuzen, um zur Austrittsstelle des Nerven zu gelangen.

b) Nervus cutaneus pedalis secundus (*ncss* und *ncsd*).

Der mittlere Hautnerv des Pedalganglions ist der mächtigste von den drei Hautnerven. Er tritt dort aus, »wo das Ganglion seitlich seine größte Ausdehnung erreicht hat, . . . wenig über dem seitlichen Rande, schon auf der Oberseite des Ganglions«. Er ist auf Schnittserien stets leicht durch seine Lage zur Statocyste und zum vorderen

Hautnerven zu identifizieren. Wie Textfig. 22 erkennen läßt, liegt seine Austrittsstelle (*ncss*) in der Mitte zwischen der Statocyste (*stc*) und der Austrittsstelle des vorderen Hautnerven (*ncps*). Ferner erkennt man den Nerven leicht an seiner Lage zu den Connectiven: er tritt, wie Textfig. 22 ebenfalls zeigt, außen seitlich vom Pleuropedalconnectiv (*ppc*) und hinter dem Cerebropedalconnectiv (*cpc*) aus. Unmittelbar hinter seiner Austrittsstelle gabelt er sich meist in zwei fast gleichstarke Nerven.

Wie der vordere Hautnerv zum Cerebropedalconnectiv, so steht der mittlere zum Pleuropedalconnectiv in enger Beziehung. Aus Textfig. 22, die einen Flächenschnitt durch die Dorsalseite des linken Pedalganglions darstellt, geht hervor, daß der Nerv im Innern des Ganglions das Pleuropedalconnectiv (*ppc*), das von unten nach oben zieht, mit seinen Fasern umfaßt. Das stärkere Faserbündel greift von hinten um das Connectiv herum, während ein feineres, das auch fehlen kann, vorn an dem Connectiv vorbeiläuft. An der Innenseite des Connectivs vereinigen sich beide zu einem starken Bündel. Dieses läßt sich, wie Textfig. 22 zeigt, unter der Dorsaldecke her quer durch den äußeren Teil des Ganglions hindurch nach seinem inneren Teil hin verfolgen. Es lassen sich Fasern auffinden, die in die vordere Commissur (*ca*) eintreten und mit ihr in das Ganglion der andern Seite gelangen. Die meisten Fasern des Bündels jedoch entspringen in ihrem eigenen Ganglion. Sie gehen außer aus der vorderen Punktsubstanz desselben aus Zellen hervor, die im vorderen Teile des Ganglions nahe der vorderen Incisur (*ia*) und der vorderen Commissur (*ca*) liegen (s. Textfig. 22).

An der Austrittsstelle des mittleren Hautnerven treten Fasern desselben von außen her in das Pleuropedalconnectiv (*ppc*) hinein und enden dort zwischen den Connectivfasern. (Auf der Textfig. 22 nicht zu erkennen.)

c) Nervus cutaneus pedalis tertius (*ncts* und *nctd*).

Über die Lage des hinteren Hautnerven bemerkt Schmalz: »Im Gegensatz zu den beiden andern Hautnerven entspringt dieser Nerv nicht am Rande, sondern auf der Oberseite des Pedalganglions hinter dem Nervus cutaneus pedalis secundus. Zwischen den Austrittsstellen genannter zwei Nerven liegt im Bindegewebe eingebettet die Statocyste.« An seiner Lage zur Statocyste ist der hintere Hautnerv stets leicht zu erkennen. Seine Austrittsstelle liegt ebenso weit hinter der Statocyste, wie die des mittleren Hautnerven vor derselben.

Der Verlauf des Nerven im Ganglion ist ein ziemlich komplizierter;

er soll an Hand der Textfig. 23—26, die vier aufeinanderfolgende Flächenschnitte (je 30 μ dick) durch den mittleren Teil der Ganglien darstellen, beschrieben werden.

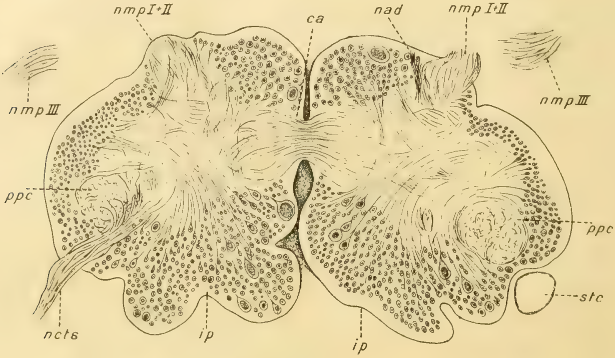

nmpI+II
ca
nad
nmp I+II
nmpIII
nmpIII
ppc
ppc
stc
ncts
ip
ip

Fig. 23.

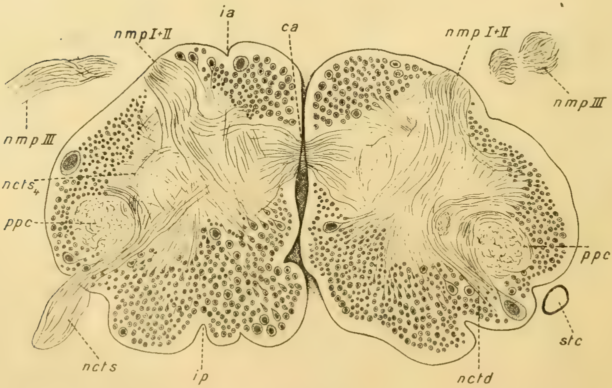

ia
nmpI+II
ca
nmp I+II
nmpIII
nmpIII
ncts4
ppc
ppc
stc
ncts
ip
nctd

Fig. 24.

Zwei ventralwärts aufeinander folgende Flächenschnitte durch die Pedalganglien einer jungen Schnecke. Verlauf des Nervus cutaneus pedalis tertius (dexter und sinister) (*nctd* und *ncts*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 96. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Wie der mittlere Hautnerv, so steht auch der hintere zum Pleuropedalconnectiv in enger Beziehung. Auch Fasern dieses Nerven treten ins Connectivbündel (*ppc*) ein, und zwar von der Innenseite desselben her, wie Textfig. 23 links und 25 rechts zeigt. Sie enden etwa in der Mitte des Connectivs zwischen den Connectivfasern. Ein starkes Faserbündel, das seinen Ursprung in Zellen am äußeren Rande der vorderen Vorwölbung hat, legt sich von vorn dem Connectiv eng an, beschreibt

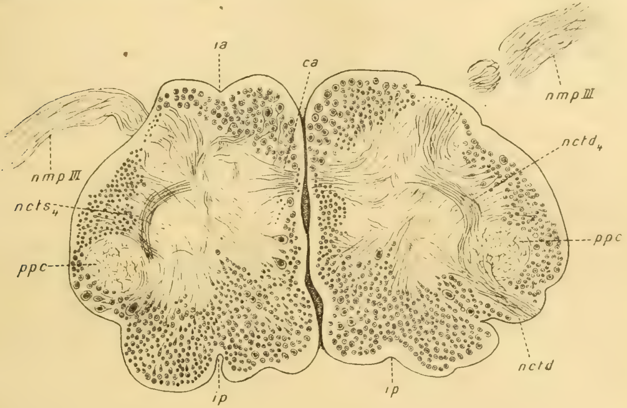

ia
ca
nmpIII
nctd₄
nmpIII
ncts₄
ppc
ppc
nctd
ip
ip

Fig. 25.

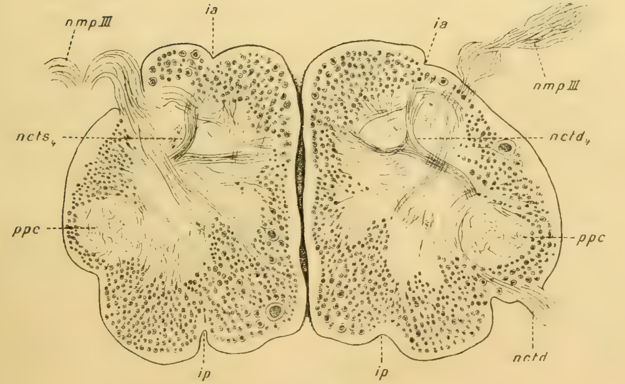

ia
nmpIII
ia
nmpIII
ncts₄
nctd₄
ppc
ppc
nctd
ip
ip

Fig. 26.

Zwei ventralwärts aufeinander folgende Flächenschnitte durch die Pedalganglien einer jungen Schnecke. Verlauf des Nervus cutaneus pedalis tertius (dexter und sinister) (*nctd* und *ncts*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 96. Auf $^2|_3$ verkleinert.

um dieses herum einen halbkreisförmigen Bogen und zieht durch die seitliche Zellrinde hindurch der Austrittsstelle des Nerven zu (Textfig. 24 und 25 links, 24—26 rechts). Auf Textfig. 23 und 24 sieht man im linken Pedalganglion Fasern, die aus der Mitte seiner vorderen Punktsubstanz kommen und am inneren Rande der hinteren Zellrinde sich mit dem vorher beschriebenen Bündel vereinigen. Diese Fasern durchziehen das Ganglion in der Richtung des austretenden Nerven. In einem Falle ließ sich ein Zusammenhang der Fasern mit Zellen der vorderen Rinde des inneren Teiles des Ganglions feststellen, meistens jedoch waren die Fasern nicht weiter als bis zur Mitte der Punktsubstanz zu verfolgen.

Die oben beschriebenen drei Faserbündel sind stets leicht festzustellen. Die Textfig. 23—26 zeigen außer diesen drei Bündeln noch ein viertes ($ncts_4$ und $nctd_4$). Nur auf der einen Serie, aus der die Schnitte Textfig. 23—26 genommen sind, war der Verlauf dieses vierten Bündels mit Sicherheit zu verfolgen. Sein Verlauf ist folgender (von der Austrittsstelle des Nerven nach innen betrachtet): Es folgt zunächst dem Faserbündel, das sich von vorn her dem Pleuropedalconnectiv anlegt (Textfig. 24 links, 25 rechts). Kurz bevor dieses seine Ursprungszellen in der vorderen Vorwölbung erreicht, zweigt es von ihm ab und verläuft neben der seitlichen Ganglienzellrinde her nach vorn (Textfig. 25 links und rechts). Es wendet sich dann nach innen, so daß es einen nach innen offenen Bogen beschreibt, (was am besten die Textfig. 25 links zeigt,) und läuft über die zum III. Fußnerven ziehenden Fasern hinweg (Textfig. 25 und 26 links). Auf der Grenze zwischen dem inneren und äußeren Teil des Ganglions gabelt es sich in zwei fast gleichstarke Äste, von denen einer nach vorn zieht und in Zellen der vorderen Zellrinde in der Gegend der vorderen Incisur endet (Textfig. 26 *ia*), während der andre nach der Mittellinie hinzieht und dort seine Ursprungszellen erreicht (Textfig. 26). Ein Teil seiner Fasern scheint in die vordere Commissur überzutreten, um erst im Ganglion der andern Seite zu enden.

2. Die Gruppe der Fußnerven.

Die Fußmuskelnerven, die von Schmalz als Nervi musculi pedalis I—X unterschieden werden, treten nach seiner Beschreibung »alle hoch auf der Unterseite des Ganglions in etwa gleicher Stärke aus und bilden mit ihren Austrittsstellen, abgesehen von den beiden hintersten Stämmen eine gerade Linie«. Außer diesen zehn Nerven ist noch ein elfter den Fußnerven zuzurechnen, der von Schmalz nicht angegeben worden ist. Er entspringt in der Gegend des Nervus cutaneus pedalis tertius, doch tiefer als dieser und entspricht diesem Nerven auch an Stärke. Bang hat ihn auch makroskopisch feststellen können und hat gefunden, daß er wie die Fußnerven I—X die Fußmuskulatur versorgt. Da dieser Nerv höher entspringt als die übrigen Fußnerven, so bezeichnet man ihn am besten als Nervus musculi pedalis superior und nennt im Gegensatz dazu die übrigen Fußnerven Nervi musculi pedalis inferiores.

Die Anzahl der unteren Fußnerven ist nicht konstant. Meistens sind zehn Nerven vorhanden, die zum Teil selbständig aus dem Ganglion austreten, zum Teil an ihren Austrittsstellen zu Nervenstämmen vereinigt sind. Der I. und II. Nerv bilden stets einen Nervenstamm. Die drei folgenden Nerven (III, IV und V) treten immer selbständig aus. Der VI. kann mit dem VII. Nerven an seiner Austrittsstelle vereinigt sein; meistens aber treten beide getrennt aus und dann immer der eine in unmittelbarer Nähe des andern. Die drei hinteren Fußnerven (VIII, IX und X) können auf dreierlei Weise angeordnet sein: Entweder sind alle drei zu einem starken Nervenstamm vereinigt, oder zwei Nerven sind vereinigt, während der dritte frei ist, oder endlich alle drei Nerven treten getrennt voneinander aus dem Ganglion aus. Diese drei Fälle sind gleich häufig zu beobachten. Die Textfig. 27 rechts zeigt die Fußnerven III—X bei ihrem Austritt aus dem Ganglion. In diesem Falle sind der VI., VII und VIII. Nerv frei, während der IX. und X. Nerv einen Stamm bilden.

Die Anzahl der unteren Fußnerven kann geringer als zehn sein; es fehlt dann einer der mittleren, nach der Seite abgehenden Nerven und zwar meistens wohl der V. Die Austrittsstellen der unteren Fußnerven liegen in fast gleicher Höhe, mit Ausnahme des vorderen Nervenstammes (I. und II. Fußnerv), der etwas höher als die übrigen Nerven entspringt.

a) I. und II. Fußnerv (*nmp I + II*).

Der Stamm des I. und II. Fußnerven tritt aus der Unterseite der vorderen Vorwölbung des Ganglions aus und ist nach dem Vorderende des Tieres zu gerichtet (Textfig. 23 *nmp I + II*). Er ist immer leicht an einem feinen Nerven zu erkennen, dem vorderen Arteriennerven, der neben ihm an seiner inneren Seite das Ganglion verläßt und oft mehr den Eindruck eines Seitennerven vom vorderen Fußnervenstamm als eines selbständigen Nerven macht (Textfig. 23 rechts: *nad*).

Das Ursprungsgebiet des vorderen Fußnervenstammes ist ein sehr umfangreiches; es ist umfangreicher als das der übrigen Fußnerven. Der Nervenstamm steht nicht allein zu fast sämtlichen Teilen des Ganglions, aus dem er hervortritt, in Beziehung, sondern er dringt auch mit seinen Fasern noch ins Ganglion der andern Seite ein. Dies geschieht durch die vordere Commissur hindurch.

Die Ursprungszellen des vorderen Nervenstammes sind hauptsächlich an zwei Stellen im Ganglion zu suchen. Zunächst sind es die Zellen, die an der Austrittsstelle des Nervenstammes liegen, also Zellen der Ganglienzellrinde, die er bei seinem Austreten durchbricht, welche ihre Achsenfasern in ihn hineinschicken. Die Textfig. 24 zeigt im rechten Pedalganglion solche Zellen außen seitlich von der Austrittsstelle des Nervenstammes (*nmp I + II*). Der größte Teil dieser Zellen aber gehört dem vorderen Teil der ventralen Zelldecke des Ganglions an. Zweitens erhält der vordere Nervenstamm ein starkes Faserbündel aus Zellen, die an der hinteren Seite des Ganglions liegen und dem inneren Ganglienteil angehören. Die Achsenfasern dieser Zellen müssen quer durch die centrale Punktsubstanz des Ganglions hindurchziehen, um in den Nervenstamm hineinzugelangen (Textfig. 24 links und rechts, *nmp I + II*). Sie verlaufen höher als die Fasern, die zu den übrigen Fußnerven gehören.

Nicht alle dieser quer durch das Ganglion hindurch zum I. und II. Fußnerven ziehenden Fasern stehen mit Zellen in Verbindung; ein Teil derselben geht aus der centralen Punktsubstanz selbst hervor. Daß vom I. und II. Fußnerven Fasern durch die vordere Quercommissur hindurch ins Ganglion der andern Seite gelangen, wurde oben schon erwähnt. Sehr bemerkenswert und fast auf allen Serien mit Sicherheit festzustellen ist eine Faserverbindung des vorderen Nervenstammes mit dem Pleuropedalconnectivbündel. Besonders gut tritt dieselbe auf Flächenschnitten hervor. Man erkennt dort, daß von der Austrittsstelle des vorderen Nervenstammes ein starkes Faserbündel dorsal emporsteigt, wobei es sich allmählich etwas nach innen hin verschiebt, um in der Höhe der Austrittsstellen der drei Hautnerven etwa an der inneren Zellrinde entlang nach dem Pleuropedalconnectivbündel hinzuziehen, um in ihm sich aufzulösen.

b) III. Fußnerv (*nmp III*).

Der III. Fußnerv entspringt dicht hinter dem Stamm des I. und II. Fußnerven auf der Unterseite des Ganglions, wie die Textfig. 27 links erkennen läßt (*III*). Dem centralen Faserbündel des I. und II. Nerven entsprechend besitzt der III. Fußnerv Fasern, die aus der centralen Punktsubstanz hervorgehen und das Ganglion in schräger Richtung nach außen vorn durchziehen. Auf Textfig. 26 sind diese Fasern in beiden Ganglien zu erkennen (*nmp III*). Sie wurden schon bei der Beschreibung des Nervus cutaneus pedalis tertius erwähnt (S. 98), da über sie das Gabelbündel jenes Nerven hinwegzieht. Indem sie das Ganglion durchziehen, senken sie sich etwas ventralwärts; denn die Austrittsstelle des III. Fußnerven, der sie zustreben, liegt tiefer als ihre Ursprungsstelle. Mit ihnen vereinigen sich, wie aus Textfig. 26 hervorgeht, Fasern aus Zellen der inneren hinteren Zellrinde, doch ließen sich diese Fasern in vielen Ganglien nicht nachweisen.

Der III. Fußnerv scheint wie der I. und II. durch die vordere Commissur hindurch mit dem Ganglion der andern Seite in direkter Verbindung zu stehen. Auch ein direkter Zusammenhang mit dem Pleuropedalconnectiv ist beim III. Fußnerven wie beim I. und II. vorhanden. In der Höhe der Austrittsstelle des Nerven etwa zweigt ein starkes Faserbündel von ihm ab, das am äußeren Rande der centralen Punktsubstanz entlang nach hinten zieht, wobei es etwas emporsteigt, um schließlich in das Pleuropedalconnectivbündel einzudringen und dort zu enden. Dieses Faserbündel verläuft tiefer als das ihm entsprechende Bündel des vorderen Fußnervenstammes. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß der III. Fußnerv ebenso wie die beiden vordersten aus Zellen der Ventraldecke Fasern empfängt. Seine ventralen Ursprungszellen liegen im inneren Teil des Ganglions vor seiner Austrittsstelle (Textfig. 27 rechts: *III*), dort wo auch die Zellen liegen, die ihre Fasern dem I. und II. Nerven zusenden.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß im Faserverlauf der drei vordersten Fußnerven sehr weitgehende Übereinstimmung vorhanden ist.

c) IV. Fußnerv (*IV*).

Der IV. Fußnerv entspringt hinter dem III. und in gleicher Höhe mit ihm. Seine Austrittsstelle liegt etwa in der Mitte zwischen den beiden Pedalcommissuren. In seinem Faserverlauf zeigt er mit den drei vorderen Fußnerven Ähnlichkeit. Von seiner Austrittsstelle her läßt sich ein starkes Faserbündel in den mittleren Punktsubstanzballen des Ganglions hinein verfolgen, das zuerst eine kurze Strecke dorsalwärts zieht und sich dann schräg nach hinten innen wendet. Der Nerv nimmt Fasern aus der äußeren Zellrinde auf aus Zellen, die seiner Austrittsstelle unmittelbar anliegen, sowie aus solchen, die hinter derselben, etwa in der Gegend, wo tiefer unten der VI. Fußnerv entspringt, gelegen sind. Ferner sind auch an der Bildung des IV. Nerven Zellen der Ventralrinde beteiligt. Wieder kommen vor allen Dingen Zellen aus dem vorderen inneren Teil des Ganglions als Ursprungszellen in Betracht (Textfig. 27 rechts: *IV*); dazu kommen noch Zellen der Ventraldecke, die der Austrittsstelle des Nerven gegenüber im inneren Teile des Ganglions liegen.

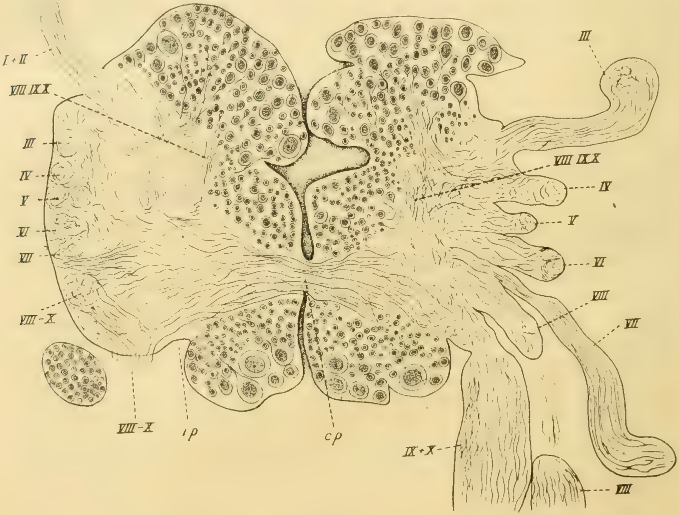


Fig. 27.

Ventraler Flächenschnitt durch die Pedalganglien einer mittelgroßen Schnecke. Austritt der Fußmuskelnerven III—X. Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^2/_3$ verkleinert.

d) V. Fußnerv (*V*).

Der V. Fußnerv gehört schon der hinteren Hälfte des Ganglions an. Dies kommt sowohl durch die Lage seiner Austrittsstelle als durch den Verlauf seiner Fasern im Ganglion zum Ausdruck. Ein Teil seiner Fasern geht aus der hinteren Punktsubstanz des Ganglions hervor. Diese Fasern ziehen in schräger Richtung nach außen vorn zur Austrittsstelle des Nerven hin, wobei sie sich mehr und mehr ventralwärts richten. Mit dem Ganglion der andern Seite steht der V. Nerv durch die hintere Pedalcommissur hindurch in direkter Verbindung.

Wie alle bisher beschriebenen Fußnerven empfängt auch der V. Fasern aus Zellen der ventralen Ganglienzellrinde. Seine Ursprungszellen liegen in der Ventraldecke des inneren Ganglienteiles, und zwar seiner Austrittsstelle gegenüber, sowie vor derselben, in der Gegend der vorderen Commissur. Die von dort kommenden Fasern ziehen dicht über der Ventraldecke her, um in den Nerven zu gelangen. In einem Falle waren außerdem noch Fasern festzustellen, die ihren Ursprung in Zellen des inneren Ganglienteiles zwischen den beiden Commissuren, etwa in mittlerer Höhe hatten und die quer durch das Ganglion hindurch verliefen und in den V. Nerven eintraten.

e) VI. und VII. Fußnerv (*VI* und *VII*).

Wie schon S. 99 einleitend erwähnt wurde, können der VI. und VII. Fußnerv als zwei gesonderte Nerven aus dem Ganglion hervortreten, oder sie können zu einem Nervenstamm vereinigt das Ganglion verlassen. Wenn sie als zwei von vornherein getrennte Nerven auftreten, so liegen ihre Austrittsstellen doch dicht nebeneinander. Da beide in ihrem Faserverlauf vollständig übereinstimmen, so sollen sie hier zusammen behandelt werden.

Für den Faserverlauf der beiden Nerven ließ sich folgendes mit Sicherheit feststellen. Ebenso wie die übrigen Fußnerven erhalten auch sie einen Teil ihrer Fasern aus Zellen der ventralen Zelldecke. Ihre Ursprungszellen liegen in unmittelbarer Nähe ihrer Austrittsstelle und dieser gegenüber im inneren Ganglienteil neben der hinteren Quercommissur. Außerdem empfangen sie Fasern aus ferneren Teilen der Ventralrinde, aus der Gegend vor und hinter der vorderen Commissur. Aus dem mittleren Teile der centralen Punktsubstanz etwa werden dem Nerven Fasern zugeführt, die das Ganglion in der Richtung nach außen hinten durchziehen und dabei sich allmählich ventralwärts senken. Durch die hintere Commissur hindurch gelangen Fasern des VI. und VII. Fußnerven ins Ganglion der andern Seite. Die beiden Nerven zeigen wieder wie die drei vorderen Fußnerven eine direkte Verbindung mit dem Pleuropedalconnectiv. Auf Flächenschnitten erkennt man, daß ein starkes Faserbündel der beiden Nerven von ihrer Austrittsstelle aus dorsalwärts zieht und in das Pleuropedalconnectivbündel übergeht, das schließlich die Stelle einnimmt, wo auf tieferen Schnitten das Fußnervenbündel lag. Besser noch als auf Flächenschnitten erkennt man diesen Zusammenhang auf schrägen Schnitten, auf denen die Fasern, die vom Fußnervenstamm zum Connectiv hin ziehen, längs getroffen sind.

f) VIII., IX. und X. Fußnerv (*VIII*, *IX*, *X*).

Die drei hintersten Fußnerven verlassen, wie schon oben erwähnt wurde, entweder getrennt das Ganglion, oder es sind alle drei oder nur zwei von ihnen zu einem Nervenstamm vereinigt. Sie entspringen ventral an der hinteren Seite des Ganglions. In dem Verlauf ihrer Fasern im Ganglion zeigen sie große Ähnlichkeit mit dem VI. und VII. Fußnerven. Wie diese erhalten sie Fasern aus Zellen der ventralen Zelldecke (Textfig. 27: *VIII*, *IX*, *X*). Aus der Ventralrinde der vorderen Hälfte des inneren Ganglienteils z. B. geht ein Faserbündel hervor, das an der inneren Rindenschicht entlang dicht über der ventralen Zelldecke hin zieht und in den hinteren Nervenstamm eintritt. Auf der Textfig. 27 (*VIII*, *IX*, *X*) ist dieses Bündel in beiden Pedalganglien im ersten Teil seines Verlaufs deutlich zu sehen. Auch aus dem mittleren Teil der ventralen Zellrinde empfängt der hintere Fußnervenstamm Fasern; ebenso aus Zellen vom hinteren ventralen Rande, die nach innen zu von seiner Austrittsstelle gelegen sind. Die Fasern, die aus den hinteren Zellen kommen, ziehen nach außen und beschreiben einen nach hinten offenen Bogen, um in den Nervenstamm einzutreten.

Ein starkes Faserbündel der hinteren Fußnerven zieht durch die hintere Quercommissur (*cp*) hindurch, wie Textfig. 27 zeigt. Auf derselben Figur sieht man im linken Pedalganglion am äußeren hinteren Rande Faserzüge, die dem hinteren Fußnervenstamm angehören (*VIII* bis *X*). Auf den nächsthöher liegenden Schnitten läßt sich verfolgen, daß diese Fasern nach dem Pleuropedalconnectiv hinziehen und in dasselbe eindringen, um dort zu enden.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß die drei hinteren Fußnerven wie alle übrigen aus der mittleren Punktsubstanz des Ganglions Fasern empfangen, die auf ihrem Wege zur Austrittsstelle der Nerven sich allmählich ventralwärts zu diesen herabsenken.

g) Nervus musculi pedalis superior.

Der obere Fußmuskelnerv tritt in der Gegend der Einbuchtung zwischen der vorderen und hinteren Vorwölbung des äußeren Ganglienteils aus diesem hervor. In seiner Lage und Richtung erinnert er an den Nervus cutaneus pedalis tertius, doch entspringt er tiefer als dieser, schon auf der Ventralseite des Ganglions. Im Ganglion ziehen seine Fasern unmittelbar hinter dem Pleuropedalconnectivbündel her schräg nach innen vorn, indem sie die Richtung beibehalten, in der der Nerv aus dem Ganglion austritt. Die Fasern sind nur eine kurze Strecke weit in der Punktsubstanz zu verfolgen; sie scheinen in derselben sich aufzulösen und nicht mit Ganglienzellen in direkte Verbindung zu treten. Bei ihrem Eintritt ins Ganglion ziehen sie über das oben beschriebene Faserbündel des hinteren Fußnervenstammes hinweg, das an der hinteren Außenwand entlang dem Pleuropedalconnectiv zustrebt (Textfig. 27 links, *VIII—X*). Auch aus dem Faserbündel des oberen Fußnerven treten Fasern ins Pleuropedalconnectiv hinein, und zwar von hinten und von der inneren Seite des Connectivs her.

Nervus arteriae pedalis anterior.

Der vordere Arteriennerv tritt an der Innenseite des vorderen Fußnervenstammes aus dem Ganglion hervor und erscheint oft fast wie ein Seitennerv desselben. Seine Fasern durchbrechen die vordere Zellrinde des Ganglions, indem sie in gerader Richtung nach hinten ziehen und lösen sich in der Punktsubstanz dicht hinter der Zellrinde auf (vgl. Textfig. 23 rechts: *nad*).

Der von SCHMALZ angegebene Nervus arteriae pedalis posterior hat sich auf Schnittserien nicht auffinden lassen. In einer Serie zweigte vom I. Fußnerven gleich nach seinem Austritt aus dem Ganglion ein feiner Nerv ab, dessen Stärke der des vorderen Arteriennerven entsprach und der im Bindegewebe ventralwärts zog, um schließlich an die Pedalarterie heranzutreten. Vielleicht entspricht dieser feine Nerv dem von SCHMALZ als hinteren Arteriennerven bezeichneten.

3. Die Pedalconnective.

Das Cerebropedalconnectiv (*cpc*).

Das Cerebropedalconnectiv tritt an der Spitze der vorderen äußeren Vorwölbung an der Dorsalseite aus dem Pedalganglion heraus (Textfig. 22 *cpc*). Es sollen auch hier wieder, wie es bei den Connectiven andrer Ganglien geschehen ist, die absteigenden und aufsteigenden Fasern des Connectivs gesondert betrachtet werden.

Im Pedalganglion haben zwei aufsteigende Connectivbündel ihren Ursprung. Das eine, das als vorderes bezeichnet werden kann, geht aus Zellen des vorderen Randes hervor, die noch der vorderen Vorwölbung angehören und an der Innenseite der Austrittsstelle des Connectivs liegen. Das zweite Bündel, das hintere, kommt aus Zellen des inneren Ganglienteils in der Mitte zwischen den beiden Quercommissuren. Es zieht an der inneren Zellwand entlang, kreuzt die Commissurfasern und wendet sich nach außen der Austrittsstelle des Connectivs zu.

Die absteigenden Fasern des Connectivs, die ihren Ursprung im Cerebralganglion haben, ordnen sich nach ihrem Eintritt ins Pedalganglion zu drei Bündeln an. Ein äußeres zieht an der äußeren Zellwand des Ganglions entlang nach hinten und senkt sich dabei etwas nach unten. Es endet etwa auf der Grenze zwischen den beiden äußeren Vorwölbungen. Ein inneres Bündel zieht an der vorderen Zellrinde entlang und schickt einen Teil seiner Fasern durch die vordere Quercommissur hindurch ins Ganglion der andern Seite. Ein centrales Bündel endlich verläuft schräg nach innen hinten und endet in der Mitte der centralen Punktsubstanz.

Das Pleuropedalconnectiv (*ppc*).

Das Pleuropedalconnectiv tritt dem Cerebropedalconnectiv benachbart ganz auf der Oberfläche des Ganglions aus. Seine Austrittsstelle liegt ziemlich nahe dem vorderen seitlichen Rande der vorderen Vorwölbung. Im Ganglion zieht das Connectiv als ein einziges starkes Faserbündel ventralwärts, wobei sich seine Lage allmählich am äußeren Rande der vorderen Vorwölbung entlang nach hinten verschiebt. Es endet etwa in der Gegend, wo tiefer unten der VI. und VII. Fußnerv das Ganglion verlassen. Auf Flächenschnitten durch die Pedalganglien fallen stets die beiden quergeschnittenen kreisrunden Connectivbündel auf, die jederseits am Rande der vorderen Vorwölbung liegen (Textfig. 22–26 *ppc*).

Das Pleuropedalconnectiv muß wohl ein besonders wichtiges Assoziationscentrum darstellen, treten doch fast sämtliche Nerven des Pedalganglions zu demselben durch direkte Faserverbindungen in Beziehung. Bei der Beschreibung der einzelnen Nerven wurden diese Faserverbindungen ausführlich behandelt. Sie fehlen dem feinen vorderen Blutgefäßnerven und dem vorderen Hautnerven; außerdem konnten sie für den IV. und V. Fußmuskelnerven nicht nachgewiesen werden, während sie bei allen andern Fußnerven verhältnismäßig leicht zu erkennen sind. Wegen der großen Übereinstimmung, die im übrigen im Verlauf der Fasern der zehn Fußnerven vorhanden ist, möchte man annehmen, daß auch der IV. und V. Fußnerv diese direkte Faserverbindung mit dem Pleuropedalconnectiv besitzen.

Nahe der Ventralseite treten Fasern aus dem Pleuropedalconnectiv in die hintere Commissur ein, um ins Ganglion der anderen Seite hinüberzuziehen.

4. Die Pedalcommissuren.

Die vordere Pedalcommissur (Commissura transversalis anterior) (*ca*).

Die vordere Pedalcommissur (Textfig. 22—25 *ca*) verläuft höher als die hintere und ist etwas breiter als diese. Sie vermittelt hauptsächlich die Verbindung zwischen den vorderen Partien der Ganglien, und zwar aller Gegenden derselben; nicht ist sie nur, wie Böhmig angibt, eine Verbindung der »äußeren, jenseit der Incisura anterior liegenden Abschnitte«. Es ließ sich feststellen, daß hauptsächlich aus folgenden Ganglienzellpartien Achsenfasern durch die vordere Commissur hindurch ins Ganglion der andern Seite übertreten: Erstens aus Zellen, die vor der Commissur gelegen sind, also aus solchen der vorderen Ganglienrinde sowohl des inneren Ganglienteils als auch des äußeren jenseits der vorderen Incisur zu beiden Seiten des austretenden Cerebropedalconnectivs. Zweitens treten in die vordere Commissur Fasern ein aus Zellen des äußeren Randes der Ganglien. Diese liegen dorsalwärts hinter der Austrittsstelle des Pleuropedalconnectivs und etwas tiefer etwa in der Mitte der Außenseite. Die Fasern ziehen, um die Commissur zu erreichen, quer durch die Ganglien hindurch. Drittens kommen Fasern von der Innenwand aus Zellen, die hinter der vorderen Commissur gelegen sind. Ferner empfängt die Commissur sogar Fasern aus Zellen, die nahe der Dorsaldecke am hinteren Rande des äußeren Ganglienteils liegen. Einen starken Anteil an der vorderen Commissur haben endlich auch noch Fasern aus allen Gegenden der Dorsaldecke.

Von den Pedalnerven schicken der mittlere und hintere Hautnerv und die drei vorderen Fußnerven Fasern durch die vordere Commissur hindurch. Ferner nimmt sie das innere absteigende Bündel des Cerebropedalconnectivs in sich auf.

Die hintere Pedalcommissur (Commissura transversalis posterior) (*cp*).

Die hintere Pedalcommissur (Textfig. 27 *cp*) soll nach Böhmig dazu dienen, nur »die diesseits der Incisura posterior gelegenen Teile zu verknüpfen«. Dies trifft jedoch nicht zu. Die Commissur verbindet nämlich sowohl die äußeren wie auch die inneren Ganglienpartien, beide in gleicher Weise; doch stellt sie, wie ihre Lage in der hinteren Hälfte der Ganglien vermuten läßt, vor allem eine Verbindung der hinteren Teile derselben dar, und entsprechend der tiefen Lage der Commissur verbindet sie hauptsächlich die ventralen Teile der Ganglien. Die

Fasern, die die hintere Commissur bilden, sind ebenso wie in der vorderen entweder direkte Fortsätze von Ganglienzellen oder gehören den Pedalnerven an.

An der hinteren Zellenrinde entlang über die zum hinteren Nervenstamm ziehenden Fasern hinweg verlaufen Commissurfasern, die ihren Ursprung in dem hinteren äußeren Winkel der Zellrinde haben. Andre Commissurfasern kommen aus dem unteren Teil der inneren Zellrinde, aus Zellen sowohl in der Nähe der hinteren Commissur, nämlich zwischen der hinteren und vorderen Commissur, wie aus weit vorn, noch vor der vorderen Commissur gelegenen Teilen der Zellrinde. Zahlreiche Commissurfasern endlich gehen aus allen Teilen der ventralen Zelldecke hervor. Eine Beteiligung der Zellen, die dem hinteren Rand der Commissur anliegen, an dem Faseraustausch durch dieselbe hindurch hat sich nicht feststellen lassen.

Von den Pedalnerven haben der V.—X. Fußnerv an der Bildung der Commissur Anteil. Ein starkes Faserbündel wird ihr vom Pleuropedalconnectiv zugeschickt. Dieses verläuft am äußeren Zellrande nach hinten und dann an der hinteren Rindenschicht entlang nach der Commissur hin; es beschreibt also einen nach vorn offenen Bogen.

4. Die Buccalganglien.

(Fig. 28—30.)

Die Buccalganglien, die dem Schlundkopf hinter der Austrittsstelle des Darmes aufliegen, sind von allen Nervencentren des Tieres die kleinsten. An Größe bleiben sie noch weit hinter den Cerebralganglien zurück. Sie bestehen aus zwei an Gestalt und Größe nahezu gleichen Ganglien, die durch eine verhältnismäßig lange und breite Quercommissur miteinander verbunden sind. Ihre Gestalt ist wohl am besten als bohnenförmig zu bezeichnen. Die beiden Längsseiten der Ganglien bilden mit der Längsachse des Tieres einen bedeutend größeren Winkel, als dies nach der Figur von SCHMALZ (vgl. Fig. 15 bei SCHMALZ) der Fall sein würde. Die vorderen Spitzen der Ganglien liegen also weiter nach außen, als dort dargestellt ist (vgl. Textfig. 28—30). So wird aus der inneren Längsseite der Ganglien (nach der SCHMALZschen Figur) eine vordere und aus der äußeren Längsseite eine hintere. Dies sind die Bezeichnungen, die in den folgenden Ausführungen verwendet worden sind. Alle Ganglienseiten sind gekrümmt.

Für die Größe der Buccalganglien gelten folgende Maße: Der größte Durchmesser, der der Länge, beträgt 0,8—0,9 mm, der Breitendurchmesser etwa 0,5 mm und der Höhendurchmesser ebenfalls etwa 0,5 mm.

Als Verhältnis der drei Durchmesser zueinander ergab sich aus einer größeren Anzahl von Messungen:

Höhe : Breite : Länge = 1 : 1,1 : 1,8.

Die Quercommissur übertrifft in den meisten Fällen den größten Durchmesser der Ganglien an Länge: sie ist im Durchschnitt $1^2/_3$mal so lang wie der Längendurchmesser.

Aus den Ganglien gehen je acht Nerven hervor; (von diesen sind sechs von SCHMALZ beschrieben worden: zwei, nämlich der vierte Schlundkopfnerv und der äußere Speicheldrüsennerv fehlen in seiner Beschreibung). Vier Nerven auf jeder Seite dienen der Innervierung der Pharynxmuskulatur, zwei Nerven innervieren den Darm, und zwei ziehen nach der Speicheldrüse. Von diesen acht Buccalnerven treten fünf aus der vorderen Längsseite der Ganglien hervor, nämlich die vier Schlundkopfnerven und der vordere Darmnerv. Die drei übrigen Nerven: der hintere Darmnerv und die beiden Speicheldrüsennerven verlassen die Ganglien auf der Oberseite, die letzteren nahe der hinteren Längsseite, der erstere weiter vorn. Niemals liegen die Austrittsstellen der drei ersten Schlundkopfnerven in einer Ebene, wie SCHMALZ angibt, sondern der vordere Schlundkopfnerv (Textfig. 28 und 30 *npp*) entspringt höher als der mittlere und hintere, die beide in gleicher Höhe ziemlich nahe der Unterseite aus dem Ganglion hervortreten. Von ihnen entspringt der mittlere (*bnps*) an der vorderen Spitze des Ganglions, der hintere (*npt*) weiter nach innen an der Stelle, wo die Quercommissur (*bcc*) aus der vorderen Längsseite heraustritt (vgl. Textfig. 29: *bnps*, *npt* und *bcc*). Der vordere Schlundkopfnerv entspringt meist in gleicher Höhe mit dem vorderen Darmnerven.

Die Rindenschicht, die den centralen Punktsubstanzballen umschließt, ist von ganz verschiedener Dicke. Die Dorsaldecke ist stärker als die Ventraldecke. Mehrere Zellagen stark ist die Rindenschicht der hinteren Längsseite, während die ihr gegenüberliegende vordere Längsseite an manchen Stellen nur von wenigen kleinen Zellen bedeckt wird, an andern Stellen sogar ohne Zellbedeckung ist, wie aus Textfig. 28—30 hervorgeht. Die Größenunterschiede der Zellen sind ziemlich bedeutend. Dies ist am besten auf Textfig. 29 zu erkennen. Während die Vorderwand nur kleine Zellen aufweist, kommen an der Hinterwand solche von sehr verschiedener Größe vor. Am zahlreichsten sind hier die mittelgroßen Zellen; die großen Zellen treten nur vereinzelt auf. Besonders fallen durch ihre Größe zwei Zellen auf, die an der äußersten Ecke der Hinterwand an den Austrittsstellen des vorderen und mittleren Schlundkopfnerven gelegen sind und in den folgenden

Ausführungen wegen ihres regelmäßigen Auftretens hinter den beiden Schlundkopfnerven als Riesenzellen derselben bezeichnet worden sind (Textfig. 28—30 R_1 und R_2). Sie sind stets bipolar. In ihrer Nähe kommen noch einige Zellen vor, die ihnen an Größe wenig nachstehen. Die größten Zellen der Dorsaldecke liegen in dem hinteren und seitlichen Teil derselben; ebenso enthält die Ventraldecke in der hinteren Region größere Zellen.

Die Form des centralen Punktsubstanzballens entspricht der des Ganglions. Die Hauptrichtung der Fasern, die durch sie hindurchziehen, verläuft ihren Längsseiten parallel nach der Commissur hin.

Die Buccalnerven.

Nervus pharyngealis primus (*npp*).

Der Nervus pharyngealis primus, der schwächste der drei (starken, von Schmalz beschriebenen) Schlundkopfnerven tritt am vorderen Ende des Ganglions aus (Textfig. 28 und 30 *npp*). Seine Austrittsstelle liegt nahe unter der dorsalen Rinde, höher als die Austrittsstelle der Quercommissur und des zweiten und dritten Schlundkopfnerven, in gleicher Höhe etwa mit dem vierten.

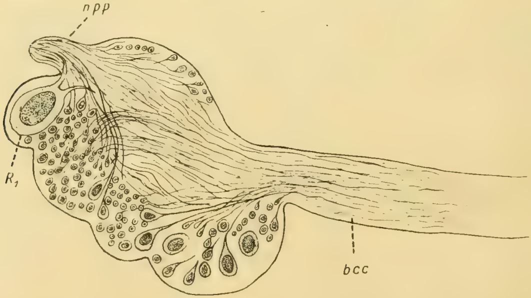


Fig. 28.

Flächenschnitt durch das linke Buccalganglion einer mittelgroßen Schnecke. Austritt des Nervus pharyngealis primus (*npp*). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf 4/5 verkleinert.

Der Verlauf seiner Hauptfasern geht aus Textfig. 28 hervor (*npp*). Diese zeigt, daß der Nerv Fasern aus den kleinen Ganglienzellen, die an der Vorderwand liegen, empfängt; stärkere Fasern senden ihm die größeren Zellen der Hinterwand zu. Auf dem Schnitt, den Textfig. 28 wiedergibt, sind nur die Fasern getroffen, die aus der äußeren Hälfte der Vorder- und Hinterwand hervorgehen; ebenso empfängt der Nerv Fasern aus Zellen der Vorderwand in der Nähe der Austrittsstelle der

Commissur (*bcc*) und aus der inneren Hälfte der Hinterwand. Außer diesen Zellpartien kommen als Ursprungszellen für ihn noch Zellen der Dorsalrinde in Betracht.

Auf der Textfig. 28 ist ferner zu erkennen, daß ein aus dem vorderen Schlundkopfnerven kommendes Faserbündel den Längswänden des Ganglions parallel in der Punktsubstanz nach innen zieht. Ein Teil seiner Fasern endet innerhalb der Punktsubstanz, ein Teil tritt in die Quercommissur ein.

Hinter der Austrittsstelle des vorderen Schlundkopfnerven und etwas weiter nach außen als diese liegt eine Zelle, die sich durch besondere Größe auszeichnet (Textfig. 28 und 30 R_1). Da sie regelmäßig als Begleiterin des Nerven auftritt, soll sie als »Riesenzelle des vorderen Schlundkopfnerven« bezeichnet werden, wenn sie auch den Riesenzellen, die wir in den Eingeweideganglien gefunden haben, an Größe nicht gleichkommt. Sie ist bipolar und sendet eine ihrer Achsenfasern in den vorderen Schlundkopfnerven hinein, die andre meistens in die centrale Punktsubstanz. Auf dem Schnitt, den Textfig. 30 darstellt, zieht die zweite Achsenfaser der Riesenzelle in den ersten Speicheldrüsennerven (*ngs*) hinein, ein Verhalten, das häufiger zu beobachten ist. Dieselbe Figur zeigt außerdem einen Zusammenhang zwischen dem Nervus pharyngealis primus (*npp*) mit dem Nervus glandulae salivalis primus (*ngs*). Darauf soll aber erst bei Besprechung der Speicheldrüsennerven eingegangen werden.

Nervus pharyngealis secundus (*bnps*).

Der Nervus pharyngealis secundus ist der stärkste der Schlundkopfnerven und der Nerven des Buccalganglions überhaupt. Er stellt die Verbindung der Buccalganglien mit den Cerebralganglien her, insofern als in einen seiner Seitennerven das aus dem Cerebralganglion kommende Cerebrobuccalconnectiv mündet (vgl. Fig. 15 bei SCHMALZ). Die Austrittsstelle des Nerven liegt in der vorderen Längsseite des Ganglions, dort wo diese ihre größte Ausbuchtung nach vorn hat, nicht weit von ihrem äußeren Rande (s. Textfig. 29 *bnps*). Der Nerv entspringt ziemlich tief, nahe der Unterseite des Ganglions, in gleicher Höhe mit dem hinteren Schlundkopfnerven (Textfig. 29 *npt*).

Seinen Faserverlauf stellt die Textfig. 29 dar; er entspricht im wesentlichen dem des vorderen Schlundkopfnerven. Die Figur zeigt, daß dem Nerven zahlreiche Fasern aus allen Teilen der Hinterwand, die in gleicher Höhe mit ihm liegen, zuziehen. Unter den Zellen der Hinterwand ragt eine besonders durch ihre Größe hervor (R_2). Sie liegt in der äußersten Ecke der Hinterwand, die sie vollständig ausfüllt, an der äußeren Seite der Austrittsstelle des Nervus pharyngealis secundus. Sie erinnert an die Riesenzelle des vorderen Pharynxnerven (Textfig. 28 und 30 R_1), und da sie ebenso regelmäßig wie jene neben der Austrittsstelle des Nerven auftritt, so soll sie als »Riesenzelle des mittleren Schlundkopfnerven« bezeichnet werden. Sie ist wie jene bipolar und schickt eine Achsenfaser in den Pharynxnerven, die andre in die centrale Punktsubstanz oder in einen Speicheldrüsennerven hinein. Eine Beteiligung der kleinen Ganglienzellen aus der Vorderwand des Ganglions an der Bildung des mittleren Pharynxnerven ließ sich nur in wenigen Fällen nachweisen. Wie der vordere Schlundkopfnerv Fasern aus der dorsalen Zelldecke empfängt, so erhält der mittlere entsprechend seiner tiefen Lage Fasern aus den Zellen der Ventraldecke. Besonders starke Fasern kommen aus den verhältnismäßig großen Zellen, die in der Nähe der Austrittsstelle der Commissur, doch tiefer als diese in der ventralen Rindenschicht gelegen sind.

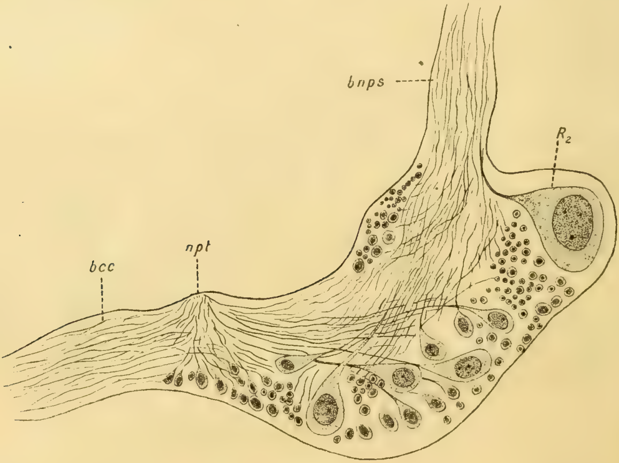


Fig. 29.

Flächenschnitt durch das rechte Buccalganglion einer mittelgroßen Schnecke. Der Schnitt liegt tiefer als der auf Fig. 28 dargestellte. Verlauf des Nervus pharyngealis secundus und tertius im Ganglion (*bnps* und *npt*). Oc. III. Obj. 3. Vergr. 110. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Ein starkes Faserbündel des Nerven verläuft durch die Punktsubstanz des Ganglions hindurch den Längsseiten parallel. Es setzt sich aus Fasern zusammen, die innerhalb der Punktsubstanz ihren Ursprung haben und solchen, die nach innen ziehen und in die Quercommissur eintreten, deren unteren Teil sie einnehmen. Sie enden jedenfalls erst im Ganglion der andern Seite.

Nervus pharyngealis tertius (*npt*).

Der hintere Schlundkopfnerv verläßt das Ganglion in gleicher Höhe mit dem mittleren an seiner Vorderseite, unmittelbar an der Grenze zwischen der Commissur und dem Ganglion, wie aus Textfig. 29 zu ersehen ist. Seine Fasern erhält er zum Teil aus Zellen der Hinterwand (Textfig. 29 *npt*). Dieses Ursprungsgebiet stimmt teilweise mit dem des mittleren Schlundkopfnerven (*bnps*) überein: die Ursprungszellen beider Nerven liegen hier durcheinander, und es müssen sich die Fasern des einen Nerven mit denen des andern innerhalb der Punktsubstanz kreuzen. Die Zellen der Hinterwand, die der Austrittsstelle des Nerven gegenüber an der Grenze zwischen Ganglion und Commissur liegen, schicken ihre Fasern ausschließlich in den hinteren Schlundkopfnerven hinein. Als Ursprungszellen für den Nerven kommen ferner, wie schon aus seiner tiefen Lage zu schließen ist, Zellen aus der ventralen Rindenschicht des Ganglions in Betracht.

Aus der Textfig. 29 geht noch hervor, daß von der Austrittsstelle des Nerven Fasern nach zwei Seiten hin verlaufen: ein Teil derselben wendet sich nach innen und zieht besonders im vorderen Teil der Commissur (*bcc*) entlang, ein Teil zieht nach außen und verliert sich innerhalb der Punktsubstanz.

Nervus pharyngealis quartus.

Dicht neben dem noch zu besprechenden Nervus gastricus anterior tritt ein feiner Nerv aus dem Ganglion heraus. Dieser Nerv ist von Schmalz nicht angegeben worden. Wahrscheinlich ist er aber von ihm gesehen worden, nur hat er ihn nicht als selbständigen Nerven erkannt, sondern für einen Seitennerven des Nervus gastricus anterior gehalten. Dies geht aus einer Bemerkung hervor, die Schmalz bei der Beschreibung des Nervus gastricus anterior macht. Er sagt dort: »Sein erster Seitennerv tritt manchmal so früh vom Nerven ab, daß man ihn für einen selbständigen Nerven halten könnte.« Zu der Annahme, daß Schmalz den feinen, neben dem Gastricus anterior austretenden Nerven mit einem Seitennerven desselben verwechselt haben könnte, glaube ich aus dem Grunde berechtigt zu sein, als ein Seitennerv des Nervus gastricus anterior, der so nahe am Ganglion von diesem abzweigte, daß er als selbständiger Nerv angesehen werden könnte, in keinem Falle aufzufinden war. Eine Verwechslung des Nerven mit einem Seitennerven ist deshalb bei makroskopischer Betrachtung leicht möglich, weil er stets in unmittelbarer Nähe des Darmnerven austritt. Seine Austrittsstelle liegt ein wenig tiefer und mehr nach der Mitte zu als die des Darmnerven an der Vorderseite des Ganglions. In einem Falle entsprang er merkwürdigerweise auf der Oberseite des Ganglions als Seitennerv des Nervus gastricus posterior. Bang konnte feststellen, daß das Innervationsgebiet dieses Nerven auf der Oberseite des Schlundkopfs liegt vor der Quercommissur der Buccalganglien, und der Nerv heißt deshalb vielleicht am besten oberer Schlundkopfnerv oder Nervus pharyngealis quartus.

Im Faserverlauf des Nerven ist große Übereinstimmung mit dem vorderen Darmnerven zu beobachten. Wie dieser erhält er Fasern aus Zellen der Dorsalwand und aus den ihm anliegenden Zellen der Vorderwand; außerdem empfängt er ein Faserbündel aus etwas tiefer liegenden Teilen der Punktsubstanz.

Nervus gastricus anterior.

Der vordere Darmnerv tritt dicht neben dem vorderen Schlundkopfnerven an seiner Innenseite aus der vorderen Längswand des Ganglions heraus. Auch er entspringt nahe der Ganglienoberseite in gleicher Höhe mit dem vorderen Schlundkopfnerven oder höher als dieser. An Stärke kommt er dem vorderen Schlundkopfnerven nicht gleich; er ist aber stärker als der obere Schlundkopfnerv. Im Ganglion verlaufen seine Fasern höher als die des vorderen Schlundkopfnerven; sie ziehen über das obenerwähnte Faserbündel jenes Nerven, das den Längsseiten des Ganglions parallel in die Commissur zieht, hinweg. Sein Hauptursprungsgebiet bildet, wie die hohe Lage seiner Austrittsstelle vermuten läßt, die dorsale Rindenschicht des Ganglions. Aus der Mitte der Dorsalwand etwa kommen Fasern, die in den vorderen Darmnerven hineinziehen und auf ihrem Wege dahin unter der Dorsaldecke sich mit den noch höher verlaufenden Fasern des Nervus gastricus posterior kreuzen. Die dem Darmnerven an seiner Austrittsstelle anliegenden dorsalen und seitlichen Zellen schicken ebenfalls Fasern in ihn hinein. Außerdem empfängt er Fasern, die aus tiefer gelegenen Teilen der centralen Punktsubstanz zu ihm emporsteigen.

Nervus gastricus posterior.

Der hintere Darmnerv stimmt an Stärke mit dem vorderen Darmnerven überein. Seine Austrittsstelle liegt noch höher als die jenes

Nerven; er tritt stets aus der Oberseite des Ganglions hervor, bald näher dem hinteren Rande derselben, bald näher dem vorderen Rande, niemals aber so weit nach hinten, wie die Speicheldrüsennerven entspringen. Der Verlauf seiner Fasern im Ganglion zeigt große Ähnlichkeit mit dem Faserverlauf der beiden zuletzt beschriebenen Nerven. Auch sein Ursprungsgebiet liegt im dorsalen Teil des Ganglions. Die Fasern, die er von dort empfängt, ziehen eine Strecke weit unter der Dorsaldecke her, bevor sie in ihn eintreten. Auch er erhält außerdem ein Faserbündel aus tiefer liegenden Teilen der Punktsubstanz.

Der hintere Darmnerv ist wieder wie der erste und zweite Schlundkopfnerv durch den Besitz einer Riesenzelle ausgezeichnet, die stets neben ihm, außen von seiner Austrittsstelle im dorsalen Teil der Rindenschicht auftritt und ihre starke Achsenfaser in ihn hineinsendet. Im ersten Teil seines Verlaufs außerhalb des Ganglions ist der Nerv häufig von Zellen begleitet, die besonders an seinem Rande liegen.

Nervi glandulae salivalis (*ngs*).

Von Schmalz ist nur ein Speicheldrüsennerv beschrieben worden. Bang dagegen fand bei seinen makroskopischen Untersuchungen über die Buccalganglien, daß stets zwei Speicheldrüsennerven vorhanden sind, die dicht nebeneinander aus der Oberseite des Ganglions hervortreten (vgl. Fig. 4 bei Bang). Sie sind von ungleicher Stärke. Der

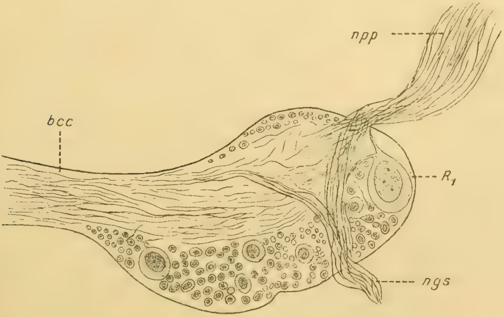


Fig. 30.

Flächenschnitt durch das rechte Buccalganglion einer mittelgroßen Schnecke. Verlauf des inneren Speicheldrüsennerven (*ngs*). Oc. I. Obj. 3. Vergr. 80. Auf $^4/_5$ verkleinert.

von SCHMALZ beschriebene ist der stärkere von beiden und entspringt am weitesten nach innen; er führt nach BANG den Namen Nervus glandulae salivalis primus. Der feinere äußere Speicheldrüsennerv ist der Nervus glandulae salivalis secundus. Die Austrittsstelle beider Nerven liegt nahe dem hinteren Rande der Oberseite, etwa in einer Linie mit dem hinteren Rande der Quercommissur (Textfig. 30 *ngs*).

Der Nervus glandulae salivalis primus hat etwa die Stärke des Nervus gastricus posterior, oft ist er etwas schwächer als dieser. Den Verlauf seiner Fasern im Ganglion stellt die Textfig. 30 dar. Man sieht auf der Figur, wie der Nerv (*ngs*) am inneren Rande der Ganglienzellrinde sich in zwei Faserbündel gabelt, von denen das eine über die Fasern des Nervus pharyngealis primus (*npp*) hinweg nach der Austrittsstelle jenes Nerven hinzieht, um dort seine Fasern mit denen des Schlundkopfnerven zu vermischen und mit ihnen gemeinsam das Ganglion zu verlassen. Wo die Fasern dieses Bündels enden, ließ sich nicht feststellen, doch ist anzunehmen, daß es nicht weit von der Austrittsstelle des Nerven geschieht. Das zweite Faserbündel wendet sich nach innen und verläuft schräg nach innen vorn, bis es die vordere Längsseite erreicht, an der entlang es in die Commissur hineinzieht. Ein Teil seiner Fasern endet schon vorher in der Punktsubstanz.

Der Nerv empfängt Fasern aus Zellen der Rinde, die er bei seinem Austreten aus dem Ganglion durchbricht. Wie schon oben bemerkt wurde, steht auch der innere Speicheldrüsennerv oft mit einer Riesenzelle in Verbindung, und zwar ist dies entweder die Riesenzelle des Nervus pharyngealis primus (R_1) oder die des Nervus pharyngealis secundus (R_2). Zuweilen treten auch im ersten Speicheldrüsennerven wie in dem hinteren Darmnerven dicht hinter seiner Austrittsstelle zahlreiche Zellen auf.

Der feine äußere Speicheldrüsennerv ist der feinste Nerv des Buccalganglions. Seine Fasern durchbrechen die Ganglienzellrinde und verlieren sich in geringer Entfernung von der Rinde in der Punktsubstanz. Eine direkte Verbindung mit Zellen hat sich für ihn nicht nachweisen lassen.

Die Buccalcommissur (*bcc*).

Aus der hinteren Hälfte der vorderen Längsseite tritt die Quercommissur von einem Ganglion zum andern über. Sie liegt dem Schlundkopf auf. Entweder ist sie gerade oder in der Mitte etwas nach hinten ausgebogen. Ihre Länge ist recht verschieden. Die Angabe von SCHMALZ, daß sie an Länge einem Buccalganglion gleichkomme, trifft nur selten zu. Meistens ist sie bedeutend länger; so war sie z. B. bei einem Tier $2^1/_4$mal so lang wie der längste Durchmesser eines Ganglions. Als mittlere Länge ergab sich, wie schon oben erwähnt wurde, das Einzweidrittelfache des Gangliendurchmessers. An Breite übertrifft sie den stärksten Buccalnerven.

Die Commissurfasern setzen sich zusammen aus Faserbündeln, die in Verbindung mit Nerven stehen und aus Achsenfasern von Nervenzellen. Im oberen Teil der Commissur ziehen Fasern entlang, die aus dem vorderen Schlundkopfnerven kommen. Die Fasern des mittleren Schlundkopfnerven nehmen hauptsächlich den unteren, die des hinteren den vorderen Teil der Commissur ein. Auch der innere Speicheldrüsennerv schickt Fasern in die Commissur hinein. Die Ganglienzellen, die der Commissur Fasern zuschicken, sind hauptsächlich im ventralen Teil der Rindenschicht und an der Hinterwand (Textfig. 29) zu suchen. Dort liegen sie in der Nähe der Ursprungszellen der drei starken Schlundkopfnerven. Auf der Textfig. 28 sind Fasern aus der Hinterwand dargestellt, welche sich mit Fasern des Nervus pharyngealis primus (*npp*) kreuzen; die Textfig. 29 zeigt tiefer entspringende Commissurfasern, welche die des mittleren (*bnps*) und hinteren (*npt*) Schlundkopfnerven kreuzen.

Literaturverzeichnis.

T. Bang, Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pomatia L. Zoologischer Anzeiger. Bd. XLVIII. 1917.

F. Best, Über Karminfärbung des Glykogens und der Kerne. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. XXIII. 1906.

B. Beutler, Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896—1897). Die Anatomie von Paryphanta hochstetteri Pf. Zool. Jahrb. Abt. Morphologie. Bd. XIV. 1901.

L. Böhmig, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden: Helix pomatia und Limnaea stagnalis. Inaug.-Dissert. Leipzig 1883.

Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Bd. Mollusken. (Neu bearb. von Dr. H. Simroth.) Leipzig 1910.

B. Haller, Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Ein Beitrag zur stufenweisen Entfaltung dieser bei den Achordaten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXXXI. 1913.

A. P. Henchman, Origin and Development of the Central Nervous System in Limax maximus. Bull. mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. XX. 1890.

Jakubski, Studien über das Gliagewebe der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. 1913.

H. v. Ihering, Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX. 1875.

— Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de L'Oncidie. Arch. Zool. exp. et gén. X. 1882.

Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. 3. Heft. Jena 1893.

H. Lacaze-Duthiers, Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques. Arch. de zool. exp. et gén. I. 1872.

— Histoire de la Testacelle. Arch. de Zool. exp. et gén. V. 1887.

A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusken. K. Hescheler. Jena 1907.

J. Meisenheimer, Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.

B. de Nabias, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux. Vol. XLVII. 1894.

P. Pelseneer, Etudes sur les Gastéropodes pulmonés. Mém. de l'acad. r. de Belgique. LIV. 1901.

E. Schmalz, Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pomatia L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXI. 1914.

F. Schmidt, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems. Inaug.-Dissert. Dorpat 1891.

H. Sicard, Recherches sur le Zonites algirus. Ann. d. Sciences naturelles, Zoologie. 6. Série I, II. 1874.

H. Smidt, Über die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix mit der Golgi-Methode. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV. 1900.

Erklärung der Abkürzungen auf den Textfiguren 1—30.

aM, äußere Markmasse;
bcc, Buccalcommissur;
bn, Connectivfaserbündel auf der Ventralseite der Eingeweideganglien;
bnps, Nervus pharyngealis secundus;
ca, Commissura transversalis anterior;
cbc, Cerebrobuccalconnectiv;
cc, Cerebralcommissur;
cp, Commissura transversalis posterior;
cpc, Cerebropedalconnectiv;
cplc, Cerebropleuralconnectiv;
ct, Cerebraltubus;
Gl, Globulus;

ia, vordere Incisur des Pedalganglions;
iM, innere Markmasse;
ip, hintere Incisur des Pedalganglions;
lc, Commissurallobus;
lcb, Cerebrallobus;
lp, Pedallobus;
lpl, Pleurallobus;
Msc, Mesocerebrum;
Mtc, Metacerebrum;
na, Nervus analis;
na_1—na_3, 1.—3. Wurzelbündel des Nervus analis;
nac, Nervus arteriae cerebralis;
nact, Nervus acusticus;
nad, Nervus arteriae pedalis anterior dexter;
nas, Nervus arteriae pedalis anterior sinister;
nat, Nervus aortae;
ncpd, Nervus cutaneus pedalis primus dexter;
ncpl, Nervus cutaneus pallialis;
ncps, Nervus cutaneus pedalis primus sinister;
ncsd, Nervus cutaneus pedalis secundus dexter;
ncss, Nervus cutaneus pedalis secundus sinister;
nctd, Nervus cutaneus pedalis tertius dexter;
$nctd_4$, 4. Wurzelbündel des Nervus cutaneus pedalis tertius dexter;
ncts, Nervus cutaneus pedalis tertius sinister;
$ncts_4$, 4. Wurzelbündel des Nervus cutaneus pedalis tertius sinister;
ngs, Nervus glandulae salivalis;
ni, Nervus intestinalis;
nle, Nervus labialis externus;
nli, Nervus labialis internus;
nlm, Nervus labialis medianus;
nmc, Nervus musculi columellaris;
nmp I + II, Nervus musculi pedalis I + II;
nmp III, Nervus musculi pedalis III;
nmph, Nervus musculi retractoris pharyngealis;
nol, Nervus olfactorius;
nop, Nervus opticus;
np, Nervus penis;
npd (*e* + *i*), Nervus pallialis dexter (externus und internus);
npe, Nervus peritentacularis externus;
npi, Nervus peritentacularis internus;
npp, Nervus pharyngealis primus;
nps, Nervus pallialis sinister;
npt, Nervus pharyngealis tertius;
oR, obere Riesenzelle des Cerebralganglions;
PB, pyramidenförmiges Faserbündel des Mesocerebrums;
Pc, Protocerebrum;
pgd, rechtes Parietalganglion;
pgs, linkes Parietalganglion;
plgd, rechtes Pleuralganglion;
plgs, linkes Pleuralganglion;
ppc, Pleuropedalconnectiv;
R_1, Riesenzelle des vorderen Schlundkopfnerven;
R_2, Riesenzelle des mittleren Schlundkopfnerven;
Rz_1, hintere äußere Randzellen des Protocerebrums;
Rz_2, hintere innere Randzellen des Protocerebrums;
scc, Subcerebralcommissur;
Sp, Spaltartige Höhlung des Metacerebrums;
St, stielartige Faserbündel des Globulus;
stc, Statocyste;
tM, terminale Markmasse;
uR, untere Riesenzelle des Metacerebrums;
vg, Visceralganglion;
III—X, Fußmuskelnerven III—X.

II. Die Ganglienzellen von Helix pomatia.

Den Gegenstand des 1. Teiles dieser Untersuchungen bildete der innere Aufbau der Ganglien von *Helix*; wir lernten ihre Zusammensetzung aus einer peripheren Ganglienzellrinde und einer centralen Punktsubstanzmasse kennen und verfolgten den Verlauf der aus der Punktsubstanz hervorgehenden Nerven und Connective innerhalb der Ganglien. In dem vorliegenden 2. Teil soll uns das wichtigste Element der Ganglien, die Ganglienzelle beschäftigen. Dabei wird zunächst die äußere Form der Ganglienzelle zu betrachten sein, und es wird sich dann darum handeln, ihre innere Struktur, und zwar nacheinander die des Kerns und des Cytoplasmas zu untersuchen.

1. Größe und Form der Ganglienzellen.

Bei der Betrachtung der inneren Morphologie der Ganglien haben wir zwei verschiedene Arten von Ganglienzellen kennen gelernt: Eine dichte Anhäufung von kleinsten, untereinander ganz gleichen Ganglienzellen im protocerebralen Abschnitt der Cerebralganglien und größere Zellen von sehr verschiedenem Umfang in den übrigen Abschnitten der Cerebralganglien und in allen andern Ganglien. Die erstgenannten Zellen entsprechen den von Nabias als »petites cellules à noyau sphérique«, »cellules chromatiques« oder »cellules du type II« bezeichneten, die andern seinen »cellules ganglionnaires proprement dites« oder »cellules du type I«. Diese beiden Arten von Zellen sind von fast allen Autoren, welche die Ganglienzellen von *Helix* studiert haben, unterschieden worden.

Die chromatischen Zellen wurden schon im Teil I S. 35 bei der Beschreibung des Baues des Protocerebrums als kleine runde Zellen von einem Durchmesser von nur 6—7 μ geschildert, die aus einem verhältnismäßig großen Kern und einem außerordentlich feinen, schwer sichtbaren Plasmasaum bestehen. Sie sind unipolar und senden entsprechend der Feinheit ihres Cytoplasmasaumes einen äußerst dünnen Plasmafortsatz aus, der sich, wie Teil I S. 36 beschrieben wurde, meistens mit den Fortsätzen benachbarter Zellen zu einem Bündel vereinigt und in die Punktsubstanzmasse des Protocerebrums zieht. Von allen Autoren, mit alleiniger Ausnahme Hallers sind die chromatischen Zellen als unipolar erkannt worden. Nach Haller sollen sie multipolar sein und außer dem langen Fortsatz, der in die Markmasse eindringt, noch kurze besitzen, durch welche die Zellen untereinander in Verbindung treten (vgl. Teil I S. 36). Da wegen der außerordentlichen Kleinheit der Zellen die Isolationsmethode nicht angewendet werden kann, so läßt sich diese Frage allein durch das Schnittbild entscheiden, und dieses zeigt keinerlei Andeutung einer Multipolarität der chromatischen Zellen.

Im Unterschied von den chromatischen Zellen sind die übrigen Ganglienzellen, die Zellen vom Typus I, unter sich an Größe sehr verschieden. Hierauf wurde schon im morphologischen Teil dieser Untersuchungen bei der Beschreibung der einzelnen Ganglien wiederholt hingewiesen. Danach sind die bedeutendsten Unterschiede in der Zellgröße in den drei mittleren Ganglien des Eingeweideganglienkomplexes vorhanden, wo neben kleinen Ganglienzellen Zellen von solchem Umfang vorkommen, daß sie deutlich mit bloßem Auge wahrnehmbar sind. So zeigte z. B. die Textfig. 19 (Teil I S. 79) im rechten Parietalganglion Riesenzellen, die einen Durchmesser von 240 μ erreichten. Die größte von mir beobachtete Ganglienzelle hatte einen Durchmesser von 260 μ und lag im rechten Parietalganglion. Von andern Autoren wurden bei *Helix pomatia* ähnliche maximale Zellgrößen gefunden. Nach Buchholz beträgt der größte Durchmesser 240 μ, nach Solbrig 220 μ und ebensoviel nach Nabias. H. Schultze beschreibt eine Ganglienzelle von 320 μ Durchmesser, und Böhmig will sogar eine von 400 μ Durchmesser gesehen haben.

Die Zellen von so kolossalen Dimensionen, die Riesenzellen im eigentlichen Sinne, sind meist auf den Eingeweideganglienkomplex beschränkt und finden sich in diesem vorwiegend im rechten Parietalganglion und an der Ventralseite des Visceralganglions. Fassen wir aber den Begriff der Riesenzelle weiter und verstehen darunter, wie es im topographischen Teil dieser Untersuchungen geschehen ist, einfach solche Zellen, welche über die Durchschnittsgröße der übrigen Zellen desselben Ganglions an Größe stark hervorragen, so haben auch alle andern Ganglien von *Helix* ihre Riesenzellen. So lernten wir in den Cerebralganglien jederseits zwei Riesenzellen kennen (vgl. Teil I S. 47), die an ganz bestimmter Stelle in den Ganglien liegen. Die kleinere von beiden, die als obere Riesenzelle bezeichnet wurde, findet sich stets im dorsalen Teil des Metacerebrums an der Grenze des Protocerebrums und wird am besten durch ihre Lage zu den Wurzelbündeln des Nervus peritentacularis internus gekennzeichnet. Die zweite, die untere liegt in einem ventralen Vorsprung des Metacerebrums. In den Buccalganglien fanden wir jederseits zwei Riesenzellen, die wir als Riesenzellen des vorderen und mittleren Schlundkopfnerven bezeichneten, weil sie stets neben der Austrittsstelle dieser Nerven lagen. Ebenso ließ sich an der Austrittsstelle des Nervus gastricus posterior eine auffallend große Zelle regelmäßig nachweisen (s. Teil I S. 111 u. 115). Auch in den übrigen Ganglien ist die Zahl und Anordnung der Riesenzellen im allgemeinen eine konstante. Das linke Pleuralganglion zeigt regelmäßig eine Riesenzelle am Vorderrande, an der Grenze des linken Parietalganglions oder mehr der Austrittsstelle des Cerebropleuralconnectivs genähert. Auch im rechten Pleuralganglion ist diese Zelle meistens aufzufinden. In manchen Ganglien tritt außerdem noch eine Riesenzelle am hinteren Ganglienrand auf. Das linke Parietalganglion hat im Durchschnitt neun bis zehn Riesenzellen, die alle bis auf eine einzige am hinteren Rande, der Ganglienzellrinde des Vorderrandes angehören. Die Riesenzelle des Hinterrandes ist durch ihre Lage rechts von der Austrittsstelle des Nervus pallialis sinister gekennzeichnet. Das rechte Parietalganglion besitzt durchschnittlich zehn Riesenzellen, worunter sich die größten Ganglienzellen von *Helix* befinden. Die Lage dieser Zellen stimmt mit derjenigen der Riesenzellen des linken Parietalganglions nicht überein. Das Visceralganglion hat die größte Anzahl von Riesenzellen, durchschnittlich 22, von denen die größten ventral links vom Nervus analis liegen. Die Pedalganglien weisen jederseits zehn Riesenzellen auf, doch ist die Lage der Zellen in den beiden Ganglien nicht übereinstimmend. Auf die Verteilung der Riesenzellen in den einzelnen Ganglien, die hier nur angedeutet werden konnte, soll an andrer Stelle näher eingegangen werden.

Folgende Tabelle von Nabias, die sich auf die Ganglien des Schlundrings von *Helix aspersa* bezieht, illustriert sehr gut die bedeutenden Größendifferenzen der Zellen in den einzelnen Ganglien:

Visceralganglien	Riesenzellen		220 μ
	Nachbarzellen		72 »
Pedalganglien	Riesenzellen		172 »
	Nachbarzellen		48 »
Cerebralganglien (Pedallobus)	Riesenzellen		132 »
	Nachbarzellen	große	40 »
		kleine	20 »

Eine Einteilung der Ganglienzellen nach ihrer Größe ist von Bochenek versucht worden. Er unterscheidet nach der Länge des Kerndurchmessers fünf Ganglienzelltypen, nämlich

A. Kleine Zellen mit rundem Kern	6—8	μ
B. Mittelgroße Zellen: 1. mit kleinem, rundem Kern	16—20	»
2. mit großem ovalem Kern	86—120	»
C. Große Zellen mit umfangreichem Kern	86—120	»
D. Riesenzellen mit unregelmäßigem Kern	150—200	»

Legendre übernimmt die Einteilung Bocheneks, doch mit der kleinen Abänderung, daß er die Zellen unter B_2 und C zu einer Gruppe, nämlich als große Zellen zusammenfaßt, so daß er vier Gruppen unterscheidet, die der kleinen, mittelgroßen, großen und Riesenzellen. Durch eine schematische Figur (Fig. V, S. 326) veranschaulicht Legendre die Größenunterschiede dieser vier Zellgruppen. In den folgenden Ausführungen ist ebenfalls eine Unterscheidung der Zellen nach ihrer Größe gemacht worden, und zwar sind die chromatischen Zellen als kleinste allen andern Zellen, d. h. denen vom Typus I gegenübergestellt worden, die wieder als kleine, mittelgroße, große und Riesenzellen unterschieden worden sind. Hierbei ist jedoch im einzelnen Falle meistens mehr das Größenverhältnis der Zellen zueinander als ihre absolute Größe maßgebend gewesen. Die gleichen Bezeichnungen sind auch schon im morphologischen Teil dieser Arbeit gebraucht worden.

Von der Form der chromatischen Zellen war schon die Rede. Die Zellen vom Typus I, so ungleich sie auch in ihrer Größe sind, sind doch in ihrer Form nicht allzu verschieden voneinander. Sie sind alle an der Seite, die der Peripherie des Ganglions zugekehrt ist, abgerundet, während die der Punktsubstanz zugekehrte Seite einen, seltener zwei oder mehrere Fortsätze aussendet. Die Gestalt der Zellen ist daher meistens eine mehr oder weniger birnförmige. Als solche ist sie von verschiedenen Autoren, so z. B. von Legendre und von Nabias beschrieben worden. Diese Angaben gelten jedoch nur für die Ganglienzellen, welche der Ganglienzellrinde angehören und nicht für die »interponierten« Zellen, welche in den Nerven und Connectiven liegen. Diese letzteren sollen nach den Angaben von H. Schultze und Legendre bipolar sein, und zwar sollen ihre beiden Fortsätze aus zwei gegenüberliegenden Polen der Zellen hervorgehen.

Die unipolaren Zellen von *Helix* haben fast durchweg die typische Birnform, und diese Form ist oft sogar auch bei Zellen mit mehr als einem Fortsatz vorhanden. Die überwiegende Mehrzahl der Zellen vom Typus I ist zwar, wie es die chromatischen Zellen sind, unipolar, doch kommen auch bipolare und multipolare Zellen vor. Solche sind von fast allen früheren Autoren, so z. B. von H. Schultze, Böhmig, Mac Clure und Legendre festgestellt worden, doch ist dabei stets hervorgehoben worden, daß die Unipolarität bei der Nervenzelle von *Helix* die vorherrschende Form sei. Die Frage nach der Polarität der Pulmonatenganglienzelle ist am eingehendsten 1899 von Havet studiert worden. Er untersuchte die Ganglien von *Limax maximus* mit der Golgi-Methode und fand, daß nach der Anzahl der Fortsätze unipolare, bipolare und multipolare Zellen in der Ganglienzellrinde vorhanden wären. Die meisten Zellen waren unipolar und hatten die typische Birnform. Die Fortsätze, die sie aussandten, drangen in die Punktsubstanz ein und zeigten dort ein verschiedenes Verhalten. Entweder gabelten sie sich in zwei Äste, von denen der eine in der Punktsubstanz blieb und sich dort auflöste, der andre durch sie hindurch zog und zur Nerven- oder Connectivfaser wurde, oder sie zogen durch die Punktsubstanz hindurch, ohne sich zu gabeln und gaben nur einige feine Seitenäste in dieselbe ab. Diese Fortsätze wurden gewöhnlich zu Commissurfasern. Auch die multipolaren Zellen schickten alle ihre Fortsätze in die Punktsubstanz hinein. Einer von diesen ging gewöhnlich in einen Nerven oder ein Connectiv über. die andern lösten sich in der Punktsubstanz auf.

Die gleichen Verhältnisse zeigen die Ganglienzellen von *Helix*. Die kleinen Ganglienzellen, die der Punktsubstanz zunächst liegen, geben meist nur einen kurzen Fortsatz ab, der sich bald in der Punktsubstanz auflöst. Die größeren, weiter nach außen gelegenen, unipolaren Zellen besitzen längere und stärkere Achsenfasern, die in der Punktsubstanz ein Verhalten zeigen, wie es von HAVET für *Limax* angegeben worden ist. Die bipolaren Zellen, die in der Ganglienzellrinde von *Helix* vorkommen, unterscheiden sich meistens in der Form nur unwesentlich von den unipolaren. Sie sind wie diese an dem peripheren Pol abgerundet und senden ihre Fortsätze vom centralen Pol aus. Am wenigsten wird die typische Zellform beeinflußt, wenn die beiden Zellfortsätze nahe beieinander entspringen, wie es z. B. der Fall ist bei den Riesenzellen des Buccalganglions, die wir bei den morphologischen Untersuchungen kennen gelernt haben (Teil I, Textfig. 28—30, S. 110, 112 u. 115). Anders ist es, wenn die Fortsätze weiter entfernt voneinander entspringen, ein Verhalten, das zuweilen Zellen zeigen, die der Punktsubstanz unmittelbar anliegen. Es entsteht dann eine Zellform, die von NABIAS als »forme en chapeau de gendarme« bezeichnet worden ist, eine Helmform. — Die bipolare Zelle kann man leicht auf die unipolare zurückführen, indem man sich die Gabelung des Fortsatzes, die sonst erst in der Punktsubstanz geschieht, an den Zellkörper selbst verlegt denkt. — Auch die multipolaren Zellen unterscheiden sich nur unwesentlich von den unipolaren, da auch sie nach der Peripherie hin abgerundet sind und ihre Fortsätze vom centralen Pol aus in die Punktsubstanz hineinschicken, wie es HAVET für *Limax* beschrieben hat. Es gelang mir nur einige Male, multipolare Zellen bei *Helix* festzustellen. Entweder sind sie tatsächlich nur in ganz beschränkter Anzahl vorhanden, oder aber sie entziehen sich infolge ihrer großen Ähnlichkeit mit den unipolaren und bipolaren Zellen der Beobachtung.

Bei der Beschreibung der Cerebralganglien (Teil I, S. 46) wurde erwähnt, daß Haller in der großzelligen Rinde des Commissurallobus multipolare Zellen beschrieben hat. Die Form, welche diese Zellen nach Hallers Angaben haben sollen, unterscheidet sich sehr wesentlich von der oben beschriebenen Form der multipolaren Zellen. Während bei diesen alle Fortsätze von demselben Pol ausgehen und in die Punktsubstanz ziehen, senden die Zellen nach Hallers Angaben außer einem starken, längeren Fortsatz am centralen Pol, der in die Punktsubstanz zieht, zahlreiche kleinere aus, die am übrigen Zellkörper entspringen und eine Verbindung mit den Nachbarzellen vermitteln, ähnlich wie es Haller auch für die chromatischen Zellen beschrieben hat. Gegen Hallers Angaben sprechen die aller andern Autoren, von denen die älteren durch Isolation der Zellen, die späteren durch die Schnittmethode zu den angegebenen Resultaten gekommen sind. Wie Teil I, S. 47 erwähnt wurde, habe ich ebenfalls auf Schnitten niemals Verbindungen der Ganglienzellen untereinander gefunden. Ebensowenig zeigten Zellen, die nach Maceration der Ganglien in einer 0,1% Lösung von Kaliumbichromat isoliert worden waren, irgendwelche Andeutung von feinen Fortsätzen, die eine direkte Verbindung der Zellen untereinander vermitteln.

Eine sehr anschauliche bildliche Darstellung der verschiedenen Zelltypen, die bei *Helix* vorkommen, hat Legendre (1908—09) in seiner schematischen Fig. IV, S. 321 gegeben. Sie entspricht durchaus dem, was ich selbst bei meinen Untersuchungen über die Form der Ganglienzellen feststellen konnte.

2. Der Zellkern.

Zahl, Größe und Form der Zellkerne.

Der Kern ist in der Ganglienzelle von *Helix* stets in Einzahl vorhanden. Dies steht im Gegensatz zu den Angaben Rohdes, der zuzeiten vielkernige Protoplasmamassen in den Ganglien von *Helix* beobachtete. Er brachte diese Erscheinung mit einer Vermehrung der Ganglienzellen in Zusammenhang, die nach seiner Ansicht bei *Helix* so vor sich gehen kann, daß der Kern der großen Ganglienzellen in eine Anzahl von Tochterkernen zerfällt. Diese Tochterkerne rücken auseinander, und so wird aus dem ursprünglich einkernigen riesigen Mutterzelleib eine vielkernige Zelle, die durch gleichzeitig von allen Seiten eindringende Neuroglia zerklüftet wird. Die Theorie Rohdes hat von keiner Seite eine Bestätigung erfahren, und in der Tat deutet in den Ganglien von *Helix* nichts darauf hin, daß eine Kernteilung und damit verbundene Vermehrung der Zellen im ausgewachsenen Zustande stattfindet. Alle andern Autoren haben in den Ganglienzellen der Gasteropoden fast immer nur einen einzigen Zellkern gesehen. Zweikernige Ganglienzellen sind von NABIAS und von MAC CLURE beschrieben worden. NABIAS fand nur ein einziges Mal eine solche bei *Zonites algirus* und legte deshalb dieser Erscheinung keine Bedeutung bei, sondern betrachtete sie als eine Ausnahme oder »même comme une monstruosité«. MAC CLURE fand bei *Helix* häufiger zweikernige Zellen (er bildet solche in seinen Fig. 18 und 19 ab), brachte sie jedoch mit einer Vermehrung des Neurogliagewebes und seiner Kerne in Zusammenhang. LEGENDRE glaubt zweikernige Ganglienzellen bei *Helix* stets auf einen Fixierungsfehler zurückführen zu können. Ich selbst habe niemals zwei- oder mehrkernige Ganglienzellen bei *Helix* gesehen.

Die Größe des Zellkerns steht zur Größe der ganzen Zelle in Beziehung. Die Kerne der Riesenzellen sind daher durch ganz außerordentliche Größe ausgezeichnet. So betrug z. B. der Durchmesser des Kerns in der 320 μ großen Zelle, die H. SCHULTZE beobachtete, 260 μ. Die eingehendsten Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kern- und Zellgröße in den Ganglienzellen der Pulmonaten liegen von NABIAS vor. Er stellte bei *Helix aspersa* ein konstantes Größenverhältnis zwischen Kern und Cytoplasma fest, das er durch folgende Tabelle erläutert:

	Zelldurchmesser	Kerndurchmesser
Riesenzelle der Eingeweideganglien . . .	220 μ	140 μ
Benachbarte Zellen der gleichen Ganglien	72 »	45 »
Riesenzelle der Pedalganglien	172 »	112 »
Mittlere Zellen derselben Ganglien. . . .	48 »	28 »
Chromatische Zellen (Typus II)	8 »	6 »

Daraus berechnet NABIAS ein Verhältnis der Durchmesser zueinander von 1,5 : 1, was ein Volumverhältnis von 3,375 : 1 ergeben würde, wenn man nur den Zellkörper in Berechnung zieht und diesen sowohl wie den Kern als Kugel betrachtet. BÖHMIG fand das Verhältnis von Kern- und Zelldurchmesser in Zellen verschiedener Größe verschieden, und zwar bei größeren Zellen ein Verhältnis von 5 : 3, bei kleineren ein solches von 5 : 4. Hieraus ergeben sich, wenn man den Kerndurchmesser = 1 setzt, folgende Relationen: für größere Zellen = 1,67 : 1, für kleinere = 1,25 : 1, woraus sich als Durchschnittsverhältnis annähernd die oben angegebene Verhältniszahl von NABIAS = 1,5 : 1 berechnen läßt. Meine Beobachtungen stimmen mit denen BÖHMIGS darin überein, daß die kleineren Zellen einen verhältnismäßig umfangreicheren Kern haben als die größeren. Besonders auffallend ist dies bei den chromatischen Zellen, die bei oberflächlicher Betrachtung überhaupt nur aus einem Kern zu bestehen scheinen, da ihr Plasmasaum von außerordentlicher Feinheit ist. ERHARD gibt zu, daß ein bestimmtes, festes Größenverhältnis zwischen Kern und Cytoplasmamasse besteht, er findet jedoch für dieses Verhältnis bei verschiedenen Tieren außerordentlich abweichende Werte. Diese Erscheinung glaubt er mit dem verschiedenen Tigroidreichtum der betreffenden Zellen in Zusammenhang bringen zu können, und zwar nimmt er an, daß »Zellen mit reichlicher NISSL-Substanz stets kleine, solche mit wenig oder gar keinem Tigroid stets große Kerne« haben. Zu den letzteren rechnet er die Schneckenganglienzelle, der nach seinen Untersuchungen das Tigroid fehlen soll. Da jedoch, wie im Abschnitt über die NISSL-Substanz des Cytoplasmas dargelegt werden soll, die Ganglienzelle von *Helix* oft reiche Mengen von NISSL-Substanz enthält, ohne daß dadurch die Größe des Kerns in irgendeiner Weise beeinflußt zu sein scheint, so kann ich mich dieser Ansicht ERHARDS nicht anschließen. Es fragt sich überhaupt, ob es angängig ist, bei der Berechnung der Relationen zwischen Kern- und Zellplasma der Nervenzellen nur das Volumen des den Kern unmittelbar umgebenden Zellkörpers zu berücksichtigen, ob nicht vielmehr das ganze Neuron in Betracht gezogen werden müßte; vielleicht würden sich auf die Weise weniger abweichende Zahlenwerte bei verschiedenen Tieren ergeben.

Die Form des Zellkerns ist verschieden. In den kleinen und mittelgroßen Zellen ist die runde bis länglich-eiförmige Gestalt die normale. Es richtet sich gewöhnlich die Gestalt des Kernes nach derjenigen der Zelle, so daß eine längliche Zelle z. B. auch einen Kern von mehr länglicher Form besitzt. BÖHMIG bezeichnete diese Kernform als spindelförmig. Von verschiedenen Autoren wurden in der Pulmonatenganglienzelle nierenförmige Kerne gesehen. H. SCHULTZE sowie SOLBRIG erklärten sie für Fixierungsprodukte. MAC CLURE hat sie später wieder beschrieben, besonders im Zusammenhang mit seinen Sphären, von denen in einem späteren Abschnitt die Rede sein wird (vgl. S. 196). Er fand die concave Seite des nierenförmigen Kernes stets dem Achsenfaseransatz zugewandt. Die gleiche Beobachtung machte LEGENDRE. Er glaubte, daß die Nierenform des Kernes wohl in vielen Fällen auf die Fixierung zurückzuführen sei, in einigen Fällen könnte sie vielleicht physiologisch sein. Da man in den Ganglien von *Helix* in vorzüglich konservierten Zellen häufig einen Kern von Nierenform findet, so glaube ich, daß in solchen Fällen dieser Zellform eine physiologische Bedeutung zukommt. — Die Kerne der großen und Riesenzellen weisen sehr mannigfaltige Formen auf. Bochenek hat sie daher schon als unregelmäßig und häufig von gelappter Form beschrieben. Da jedoch, wie auch schon von Legendre bemerkt wurde, der Kern der großen Zellen um so regelmäßiger gestaltet ist, je besser die Konservierung der Zelle gelungen ist, so muß gewiß manche Unregelmäßigkeit in der Kernform auf Rechnung der Konservierung gesetzt werden, und es erübrigt sich deshalb, auf solche Formen hier näher einzugehen. — Eine besondere Bedeutung kommt aber wohl gewissen »pseudopodienartigen« Kernfortsätzen zu, kurzen Ausbuchtungen der Kernoberfläche, welche sich in das umgebende Cytoplasma hineinerstrecken, wie es Textfig. 31 zeigt. Diese Ausbuchtungen haben mit den von H. Schultze bei Wirbellosen beschriebenen Kernfortsätzen nichts zu tun, die sicherlich Kunstprodukte darstellten. Sie erinnern dagegen stark an die von Korschelt 1889 in Eizellen und secernierenden Zellen besonders bei

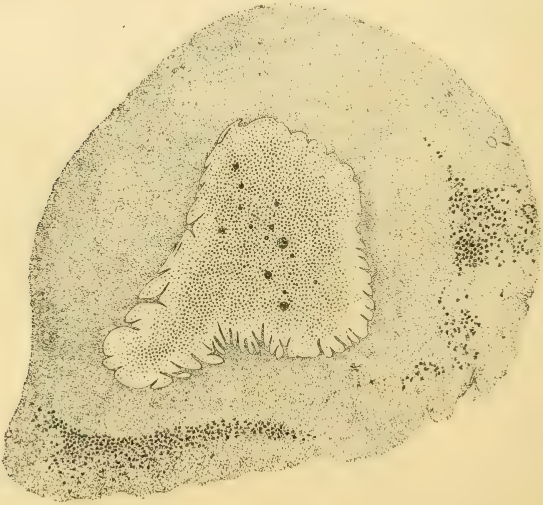


Fig. 31.

Große Zelle aus den Eingeweideganglien mit Kernfortsätzen. Imprägnationsmethode nach Bielschowski. 3 μ. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Insekten beschriebenen »pseudopodienartigen Fortsätze« des Kernes. KORSCHELT beobachtete z. B. in den Eiröhren von *Dytiscus marginalis*, sowohl am frischen wie auch am konservierten Material, daß die Keimbläschen längere oder kürzere Fortsätze nach der Gegend der Zelle aussandten, wo eine Anhäufung von Nährmaterial vorhanden war, wo also die assimilierende Tätigkeit der Zelle am intensivsten vor sich ging. Ähnliche Gestaltsveränderungen der Kerne waren in secernierenden Zellen zu beobachten, z. B. in Drüsenzellen vom Genitalapparat von *Branchipus*, in den »secernierenden Doppelzellen« von *Nepa* und *Ranatra* und in Spinndrüsen von Schmetterlingsraupen. Auch hier waren die Kernfortsätze nicht wahllos in irgendeine beliebige Richtung ausgeschickt, sondern sie waren stets nach der Stelle hingewandt, wo die Abscheidung des Secretes hauptsächlich stattfand, also wieder nach der Stelle der intensivsten Zelltätigkeit. Die Bedeutung der Fortsatzbildung glaubte KORSCHELT darin zu erkennen, daß durch sie eine Oberflächenvergrößerung des Kernes erreicht worden ist und damit zugleich die Einwirkung des Kernes auf die Zelltätigkeit, im einen Falle die Aufnahme von Nährmaterial, im andern die Ausscheidung von Secreten, eine Verstärkung erfahren hat. — Zu einem gleichen Ergebnis kam 1899 HOLMGREN an den Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*. Er beschreibt die Gestaltsveränderungen des Kernes folgendermaßen: »Der Kern kann nach dem Teile des Zelleibs, wo die Tätigkeit der Zelle am stärksten ist, Fortsätze ausschicken. Umgekehrt können auch vom Zellplasma Fortsätze in den Kern hineinsprossen. Jedenfalls scheinen die so entstandenen Gestaltsveränderungen nur auf die Perioden intensiver Zelltätigkeit beschränkt zu sein, insoweit nicht durch ähnliche Vorgänge der Kern eine durchaus gelappte Form angenommen hat und sich in vielfacher Verzweigung durch die ganze Zelle erstreckt, da die Gestaltsveränderung eine permanente werden kann.« — 1898 gibt ROHDE an, daß in manchen Ganglienzellen die Oberfläche des Kernes dadurch bedeutend vergrößert werden könnte, daß membranlose Fortsätze von demselben weit hinaus in den Zelleib strahlen. MERTON beobachtete ebenfalls solche Fortsätze bei *Tethys leporina*, doch hielt er sie für Kunstprodukte.

In den großen und Riesenzellen von *Helix pomatia* sind die gelappten Kerne keine seltene Erscheinung. Textfig. 31 stellt eine große Zelle aus den Eingeweideganglien dar, die nach der Imprägnationsmethode von BIELSCHOWSKI behandelt worden ist. Der Kern zeigt verschiedene breite, pseudopodienartige Lappen an seiner Peripherie, die sich ins Cytoplasma hineingeschoben haben. Sie sind besonders stark an der Seite des Kernes, die auf der Figur nach unten gerichtet ist, ausgebildet, das ist die Seite, die der Ansatzstelle des Fortsatzes zugewandt ist. Ähnliche Fortsätze zeigt der Kern der Zelle auf Textfig. 46, die ebenfalls den Eingeweideganglien entnommen ist. Sie stammt aus einem Präparat, das nach der Methode von Kopsch zur Darstellung der osmiophilen Fädchen behandelt worden ist. Wie auf Textfig. 31 so findet man meistens die Ausbuchtungen des Kernes nach dem Achsenfaserpol der Zelle hin gerichtet; die übrige Kernperipherie zeigt dagegen fast stets glatte Konturen. Präparate, die mit Flemmingscher Lösung oder Sublimat behandelt worden sind, geben Aufschluß über die Struktur des Cytoplasmas in der Nähe der Kernfortsätze. Man findet häufig die Plasmapartien, welche zwischen den Kernlappen liegen und an diese unmittelbar angrenzen, stark mit Nissl-Substanz beladen, so daß das Plasma hier eine dunkle Farbe hat. Andrerseits drängen sich innerhalb des Kernes die Chromatinkörnchen in den Kernlappen zusammen und umlagern besonders dicht die in den Kern einspringenden Plasmapartien.

Eine reiche Entwicklung von Tigroidsubstanz innerhalb der Plasmaausbuchtungen ist 1899 und 1900 schon von Holmgren in den Spinalganglienzellen von *Lophius* beschrieben worden, ebenso beschreibt er eine Anhäufung von Chromatin innerhalb der Kernfortsätze. Außerdem gibt Holmgren an, daß gleichzeitig die Kernmembran an den fraglichen Stellen tinktoriell verändert würde und sogar aufgelöst werden könnte, wodurch eine direkte Kommunikation zwischen Kern- und Zellplasma hergestellt würde. Ebenso beobachtete Korschelt, daß an Stellen, wo der Kern Fortsätze ins Cytoplasma aussandte, seine Grenzkontur gegen das Zellplasma manchmal verschwamm, so daß sein Inhalt in das Zellplasma überzugehen schien, wodurch sich ebenfalls eine innige Berührung zwischen Kern- und Zellsubstanz kundgab.

Die Frage, ob auch bei *Helix* an den ausgebuchteten Stellen der Kernperipherie die Kernmembran schwindet, ist an Präparaten, die mit Flemmingscher Lösung oder mit Sublimat behandelt worden sind, nicht zu entscheiden, da die Nissl-Substanz und das Kernchromatin sich an den fraglichen Stellen so dicht zusammendrängen, daß eine event. vorhandene Kernmembran vollständig verdeckt sein würde. Die Textfig. 31 und 46 zeigen die Kernfortsätze scharf konturiert, und ich möchte deshalb annehmen, daß auch dort, wo eine dichte Anhäufung von Kern- und Zellsubstanz es unmöglich macht, die Kernmembran zu erkennen, diese nicht geschwunden ist, sondern nur verdeckt wird.

Die Bedeutung der Kernfortsätze liegt wahrscheinlich darin, daß durch ihr Vorhandensein die Kernoberfläche und damit zugleich die Fläche des Kontaktes zwischen Kern und Cytoplasma vergrößert worden ist, was zweifellos von besonderer Bedeutung für Zellen von so enormen Größenverhältnissen wie die Riesenzellen der Gasteropoden ist. Daß die Kernfortsätze meist dem Achsenfaserpol zugewandt sind, deutet jedenfalls auf eine besonders intensive Zelltätigkeit gerade an dieser Stelle hin.

Die Kernmembran.

Der Kern der Ganglienzellen von *Helix* ist gegen das Cytoplasma durch eine Membran abgegrenzt. Da diese Membran außerordentlich fein ist und sich nur schwach färbt, so ist sie für gewöhnlich schwer sichtbar. Deutlich zu erkennen ist sie jedoch an Stellen, wo aus irgend einer Ursache bei der Fixierung der Kern sich vom Cytoplasma abgehoben hat, so daß zwischen beiden ein freier Raum entstanden ist. An solchen Stellen findet man den Kern im Gegensatz zum Cytoplasma scharf durch eine feine glatte Linie begrenzt. Es geht daraus klar hervor, daß die Membran nicht dem Cytoplasma angehört, sondern den Kern nach außen abschließt, und daher als Kernmembran aufgefaßt werden muß. Sie färbt sich mit Cytoplasmafarben, reagiert also acidophil. In mit Safranin-Lichtgrün gefärbten Präparaten erscheint sie schwach grün; bei Doppelfärbung mit Eosin-Methylenblau schwach rot; mit Eisenhämatoxylin färbt sie sich grau. (Es sei an dieser Stelle auf die kleine Zelle der Textfig. 36 hingewiesen, welche keine Kernmembran zu haben scheint. Doch ist dies der Art der Konservierung zuzuschreiben, die für die Darstellung der Kernstrukturen nicht geeignet war.)

Die Präparate, in denen der Kern sich vom Cytoplasma abgehoben hat, geben auch Aufschluß über die Beziehungen der Kernmembran zu andern Zellelementen. Man erkennt, daß sie in enger Beziehung zum Liningerüst des Kernes steht, dessen Fäden oder Bälkchen mit den angelagerten Chromatinkörnchen an sie herantreten und an ihr angeheftet sind, wie es aus Textfig. 32 hervorgeht. Die Chromatinkörnchen liegen in der Nähe der Membran besonders dicht und zahlreich, und das ist auch ein Grund dafür, weshalb die Kernmembran so leicht zu übersehen ist. — Die Seite der Kernmembran, welche dem Cytoplasma zugewandt ist, zeigt nichts, was darauf hindeuten könnte, daß durch das Abheben vom Cytoplasma eine Verletzung eingetreten ist, etwa in Form von in das Lumen hineinragenden Fädchen, wie sie von Pflücke beschrieben worden sind. Sie ist vielmehr vollkommen glatt, und ich möchte daraus schließen, daß eine Beziehung der Kernmembran zu den Cytoplasmastrukturen, so wie sie eben für die Kernstrukturen beschrieben worden ist, nicht besteht. Somit wäre also die Kernmembran, nach dem, wie sie sich bei *Hélix* darbietet, aufzufassen als eine dünne, achromatische Hülle, die den Kern ringsum gegen das Cytoplasma abschließt und zum Kerngerüst in enger Beziehung steht. Es lassen sich keinerlei Perforationen in ihr wahrnehmen, und es ist deshalb anzunehmen, daß feste Substanzen nicht durch sie hindurchtreten können. Dafür spricht, daß man bei guter Fixierung niemals Kernsubstanz, z. B. Chromatinkörnchen oder Nucleolen im Cytoplasma liegen sieht. Dies steht im Gegensatz zu den Angaben Rohdes, der einen Austritt der Nucleolen aus dem Kern ins Cytoplasma hinein zum Zwecke der Zellvermehrung beschrieben hat. Allerdings habe ich auch einige Male Chromatin oder Nucleolen im Cytoplasma gefunden, doch stets war dann mehr oder weniger deutlich eine Bahn von den betreffenden Körperchen zum Kern hin wahrzunehmen, und daraus ging hervor, daß eine Zellverletzung vorlag, die beim Schneiden durch das Mikrotommesser verursacht worden war.

Die Kernmembran in der Ganglienzelle von *Helix* ist von fast allen früheren Autoren gesehen worden. Meistens wurde sie nur kurz erwähnt, z. B. von Böhmig, Nabias, Bochenek und Mac Clure; ausführlich beschrieben worden ist sie nur von Pflücke, der seine Beobachtungen außer an *Helix* besonders an *Astacus* gemacht hat, und von Legendre. Nach dem ersten Autor besteht die Kernmembran aus färbbaren, knötchenartigen Verdickungen von dreieckiger Form, die durch stärkere Fädchen untereinander verbunden sind. Andrerseits stehen diese Knötchen peripherwärts mit dem Netzwerk des Cytoplasmas, centralwärts mit dem Kerngerüst durch ungemein dünne spitzenartige Ausläufer, die sich zu feinen Fädchen verlängern, in Verbindung. Das führt Pflücke zu der Auffassung, daß die Kernmembran bei den Wirbellosen »nicht als eine besondere, gleichsam cuticuläre Ausscheidung des Kernes« anzusehen sei, vielmehr ein »Verschmelzungsprodukt von Kern- und Plasmabestandteilen« darstelle.

Legendres Beobachtungen decken sich vollständig mit meinen eigenen. Sie führten ihn zu der Auffassung, daß man die Kernmembran nicht ansehen könnte als »une membrane résistante, séparant fermement les substances nucléaires des cytoplasmiques«. Andrerseits hielt er sie auch nicht für ein bloßes Phänomen der Oberflächenspannung, sondern meinte, daß man sie vielleicht mit den semipermeablen Membranen vergleichen könnte »à travers lesquelles dialysent les colloïdes, si nous connaissions mieux d'une part les propriétés de ces membranes et d'autre part l'état colloïdal des substances cellulaires«.

Liningerüst und Chromatin.

Nachdem wir in den vorhergehenden Abschnitten Größe und Form des Kernes und seine Abgrenzung gegenüber dem Cytoplasma kennen gelernt haben, wird uns im folgenden die innere Struktur desselben beschäftigen müssen. Die hauptsächlichen Bestandteile, die in den meisten Zellkernen beschrieben worden sind, sind das Liningerüst, dem die Chromatinkörnchen angelagert sind, die Nucleolen, welche ebenfalls mit dem Liningerüst in Zusammenhang stehen, und der Kernsaft, der alle Lücken, die von den übrigen Kernbestandteilen frei gelassen werden, erfüllt. Über den letzteren läßt sich bei *Helix* nichts weiter feststellen, als daß er vollkommen homogen und unfärbbar ist.

Das Kerngerüst ist bei *Helix* nur schwer sichtbar. Es wird jedoch nicht, wie LEGENDRE angegeben hat, nur durch bestimmte Fixierungsmittel zur Darstellung gebracht, sondern ist stets zu erkennen, vorausgesetzt, daß die Fixierung des Kernes gelungen ist. Am besten eignet sich daher zu seiner Darstellung Fixierung mit Sublimat oder mit FLEMMINGscher Lösung. (Textfig. 32 ist einem Sublimatpräparat, Textfig. 33 einem FLEMMING-Präparat entnommen.) — Das Kerngerüst ist wie die Kernmembran nur sehr schwach färbbar. Wie diese färbt es sich bei Safranin-Lichtgrün-Doppelfärbung schwach grün, mit Eosin schwach rot und nimmt mit Eisenhämatoxylin einen grauen Ton an. Es geht daraus hervor, daß seine Substanz ebenfalls acidophil ist.

Das Kerngerüst ist aus äußerst zarten Fädchen zusammengesetzt, die miteinander ein Netzwerk bilden. Im Verlauf dieser Fädchen und besonders in ihren Knotenpunkten liegen die Chromatinkörnchen. Die Autoren, welche das Kerngerüst bei verschiedenen Wirbellosen vergleichend untersucht haben, geben an, daß es bei den Schnecken am dichtesten ist. PFLÜCKE vergleicht das Liningerüst der *Helix*-Arten mit demjenigen der Nackt- und Süßwasserschnecken und findet bei den ersteren einen auffallenden Reichtum an Chromatinkörnchen und dementsprechend auch ein ungemein engmaschiges Liningerüst. »Die einzelnen Fädchen des letzteren sind so dicht mit Chromatinkörnchen besetzt, daß man nur stellenweise ihrer ansichtig werden kann und dann nur auf eine ganz kurze Strecke.« Bedeutend weiter fand er die Maschen des Liningerüstes im Kern der Nackt- und Süßwasserschnecken. — ERHARD vergleicht die Ganglienzellkerne verschiedener Mollusken miteinander und findet in der Ausgestaltung der Kerngerüste drei sehr verschiedene Typen. Bei Tintenfischen stellt er ein Gerüst von wechselnder Dicke fest, »dessen Fortsätze unregelmäßig geformt wie die Filipodien einer Amöbe ineinander zu fließen scheinen«. Die Muscheln haben ein spärlich im Kern verteiltes Gerüst, das aus »ziemlich feinen, nur von Zeit zu Zeit etwas anschwellenden chromatinbedeckten Fäden« besteht. Die Schnecken (*Helix* und *Aplysia*) dagegen zeigen »ein ungemein dichtes Kerngerüst«. »Das Ganze macht den Eindruck einer stark aufgeknäulten rosenkranzförmigen Schnur, wobei die Verdickungen von den dicht aneinander gelagerten Chromiolen gebildet werden, die echtes Chromatin darstellen.«

Wenn auch im allgemeinen gelten mag, daß das Liningerüst in der Ganglienzelle von *Helix* im Vergleich zu dem bei andern Mollusken sehr dicht ist, so ist es doch nicht in allen Zellen und im Kern ein und derselben Zelle nicht überall gleichmäßig dicht. In fast jedem Kern fällt zunächst auf, daß ein Unterschied in der Weite der Netzmaschen an der Peripherie des Kernes und in seinem Innern vorhanden ist: in der Nähe der Kernmembran sind die Maschen am engsten und werden nach dem Innern des Kernes zu weiter. Dies geht aus Textfig. 32 klar hervor. In Zellen, wo das Kerngerüst nicht sichtbar ist, erkennt man diese charakteristische Anordnung aus der Lagerung der Chromatinkörnchen, die ja, wie schon erwähnt wurde, dem Kerngerüst in seinen Maschen und Knotenpunkten angelagert sind. Dem dichteren Maschenwerk in der Nähe der Kernperipherie entsprechend, sind hier auch die Chromatinkörnchen dichter gelagert als im Innern des Kernes. So entsteht um die Kernmembran herum ein dunkler Kranz von Chromatinkörnchen, eine Anordnung, die nach Pflückes Beobachtungen an verschiedenen Wirbellosen (*Astacus*, *Lumbricus* und verschiedenen Schneckenarten) eine Eigentümlichkeit des Kernes der Schneckenganglienzellen sein soll. »Bezeichnend für die Kerne der Molluskenzellen ist eine regelmäßige, wandständige Anordnung der zu äußerst oder besser der der Kernmembran zunächst gelegenen Chromatinkörnchen. Diese Körnchen lagern der Membran . . . dicht an und bilden, indem sie nahezu gleiche Abstände voneinander einhalten, einen deutlichen Kranz um den peripheren Teil des Kerninhaltes.« »Den Nervenzellen der andern Wirbellosen fehlt eine derartige eigentümliche Verteilung der chromatischen Substanz an der Innenseite der Kernwand.« — Die äußersten Netzfäden sind, wie schon im vorigen Abschnitt angegeben wurde, an der Kernmembran befestigt.

Im Innern des Kernes sind häufig um einen oder um einige der größeren Nucleolen herum die Netzmaschen des Liningerüstes auffallend eng. Meistens geht dies wieder nur aus der Anordnung der Chromatinkörnchen hervor, die um den betreffenden Nucleolus herum sehr dicht liegen und ihn wie ein dunkler Kranz umgeben. Es entsteht so der sog. Kernkörperchenkreis, der zuerst von Eimer bei Wirbeltieren beschrieben worden ist und den Pflücke und Legendre auch bei *Helix* gesehen haben. Auf Taf. I, Fig. 1 erkennt man ihn an manchen Stellen um einige der großen Nucleolen herum.

Wir haben uns nun noch etwas näher mit dem feineren Bau des Liningerüstes und seinen Beziehungen zu dem Kernchromatin zu beschäftigen. Dies soll an Hand der Textfig. 32 und 33 geschehen. Textfig. 32 ist ein Schnitt (etwa 3 μ dünn) durch den Kern einer großen Zelle, der eben erst angeschnitten ist, bei sehr starker Vergrößerung. Man sieht auf diesem Schnitt zwei durch ihre Größe stark hervorragende Nucleolen liegen. Von ihnen gehen strahlenförmig nach allen Seiten die Fäden des Liningerüstes aus, die jedoch wegen der Dünne des Schnittes nicht überall in ihrem Zusammenhang mit dem übrigen Kerngerüst zu erkennen sind, da sie nicht geradlinig in der Ebene des Schnittes verlaufen, sondern sich heben und senken. Wegen der starken Färbbarkeit des Nucleolus gegenüber dem Liningerüst ist es schwer zu entscheiden, ob die Lininfasern den Nucleolus vollkommen einhüllen oder nur an ihm ansetzen. Dasselbe gilt für die Chromatinkörnchen. Auch diese erscheinen auf Textfig. 32 als Mittelpunkte mehrerer Lininfädchen, die von ihrer Oberfläche ausgehen.

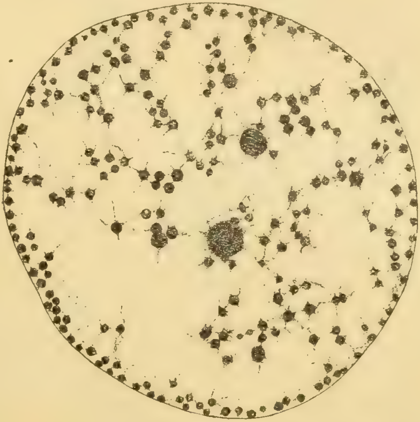


Fig. 32.

Kern einer großen Ganglienzelle. Sublimat. Ehrlichs Dreifarblösung. 3 μ. Comp.-Oc. 12. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Über die feinere Struktur des Lininnetzes gibt Textfig. 33 Aufschluß, welche den Kern einer mittelgroßen Ganglienzelle der Eingeweideganglien darstellt. In diesem Kern hat aus irgend einer Ursache eine Verlagerung der Chromatinkörnchen an der Peripherie des Kernes und in sein Inneres stattgefunden. Das Lininnetz ist bis auf eine Stelle, wo es zerrissen ist, gut erhalten. Man erkennt, daß es aus sehr unregelmäßigen Maschen gebildet wird, und daß seine Knotenpunkte kaum dicker sind als die Fädchen. An manchen Stellen sitzen die Chromatinkörnchen den Knotenpunkten des Netzes noch auf. Die Lininfädchen sind ohne scharfe Kontur und zeigen stellenweise Anschwellungen. Es scheinen ihnen kleine achromatische Körnchen eingelagert zu sein.

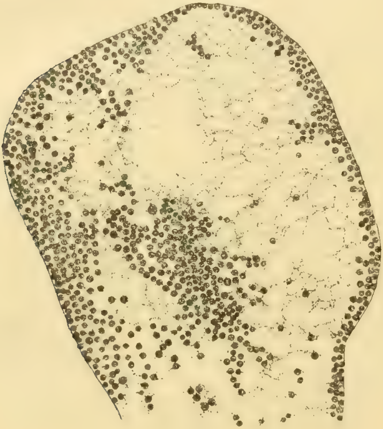


Fig. 33.

Stück eines Kernes einer mittelgroßen Ganglienzelle. 5 μ. Flemmingsche Lösung, Safranin-Lichtgrün. Comp.-Oc. 12. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Wenn es möglich ist, daß, wie Textfig. 33 zeigt, eine Verlagerung der Chromatinkörnchen innerhalb des Kernes stattfinden kann, ohne daß damit ein Zerreißen des Kerngerüstes verbunden zu sein braucht, so kann der Zusammenhang zwischen Chromatinkörnchen und Lininfasern kein sehr enger sein, und zwar kann es sich dann nicht um eine Einlagerung der Chromatinkörnchen in das Liningerüst handeln, sondern höchstens um eine vorübergehende Anlagerung, die vorzugsweise in den Knotenpunkten des Netzes geschieht. Es würde damit die Möglichkeit gegeben sein, daß das Chromatin unter irgend welchen Bedingungen seine Lage im Kern verändern könnte, wobei es vielleicht an den Fäden des Lininnetzes entlang wandern würde. Die Voraussetzung bei dieser Annahme ist natürlich, daß das auf Textfig. 33 freiliegende Kernnetz kein Kunstprodukt darstellt; doch halte ich das aus dem Grunde für ausgeschlossen, als dieses Netz in seiner Form vollkommen dem in andern Zellen entspricht, wenn man sich die Chromatinkörnchen daraus entfernt denkt.

Das Chromatin hat bei *Helix* die Form von kleinen Kügelchen, die in ihrer Größe wenig voneinander abweichen. Legendre hat ihre Größe zu etwa 2 μ angegeben. Die Ansicht von NABIAS, daß das Chromatin in den großen Ganglienzellen von *Helix* nicht Körnchen darstelle, sondern Stäbchen, die die Oberfläche des Kernes einnehmen, wird von keinem andern Autor geteilt. In den kleinen chromatischen Zellen dagegen hat auch NABIAS Körnchen oder kleine Körnchenfragmente gesehen, etwa acht bis zehn an Zahl. — Die Chromatinkörnchen erscheinen homogen und färben sich stark mit allen sog. Kernfarbstoffen, so z. B. schwarz mit Eisenhämatoxylin, mit Safranin leuchtend rot, ebenso mit allen Karminen. Ihre Färbung soll jedoch nach LEGENDRE nicht so intensiv sein, wie die der Nucleolen. Das kann ich nicht bestätigen. Doch sind die Chromatinkörnchen nicht rein basichromatisch. Das geht daraus hervor, daß sie sich bei Doppelfärbung mit Eosin-Methylenblau bei nicht zu starker Konzentration der Methylenblaulösung rot färben, während die Nucleolen blau werden. Dies ist auch von MAC CLURE und LEGENDRE festgestellt worden. Es ermöglicht diese Färbung eine sichere Unterscheidung der Chromatinkörnchen und der Nucleolen.

Das Chromatin der kleinen chromatischen Zellen zeichnet sich vor dem der größeren Zellen durch intensivere Färbbarkeit aus. Es scheint demnach stärker basophil zu sein, als jenes. Eine weitere Eigentümlichkeit des Chromatins dieser Zellen besteht darin, daß es oft von unregelmäßiger Form ist, wie aus Textfig. 48 hervorgeht. Es hat oft mehr die Gestalt von Chromatinblöcken als von Kügelchen.

LEGENDRE gibt an, daß bei Tieren während des Winterschlafes das Chromatin etwas stärker basophil sei, als bei Sommertieren. Einen derartigen Unterschied habe ich nicht feststellen können. Bei erstickenden Tieren bemerkte LEGENDRE ein allmähliches Abnehmen der Färbbarkeit des Chromatins bis zum völligen Schwinden.

Die Nucleolen.

Als Nucleolen werden von LEGENDRE in den Ganglienzellen von *Helix* alle diejenigen Kerngranulationen bezeichnet, die größer und weniger zahlreich sind als die Chromatinkörnchen. Diese Definition ist zwar eine durchaus äußerliche und nimmt auf die chemische Beschaffenheit der Nucleolen keinerlei Rücksicht. Sie erweist sich jedoch wegen der großen Unterschiede in der Größe, Form und im Aufbau der Nucleolen bei *Helix* als praktisch und ist deshalb auch den folgenden Betrachtungen zugrunde gelegt worden.

Wenn man den Begriff des Nucleolus in dem Sinne von LEGENDRE faßt, so kann man mit BOCHENEK sagen, daß den kleinsten Ganglienzellen von *Helix* die Nucleolen fehlen. Man findet in ihnen, wie auch die Textfig. 48 erkennen läßt, unter den stark chromatischen Kerngranulationen kein Körnchen, das die andern wesentlich an Größe überragt. Die kleinen und mittelgroßen Ganglienzellen haben entweder nur einen einzigen größeren Nucleolus oder mehrere Nucleolen von verschiedener Größe. In den großen und Riesenzellen kann die Zahl der Nucleolen eine sehr bedeutende sein. Von Böhmig wurden bis zu 11, von Solbrig 13 Kernkörperchen gezählt, doch haben diese beiden Autoren vermutlich nur die an Größe stark hervorragenden Kernkörperchen berücksichtigt. Nach Legendre soll die Zahl der Kernkörperchen nicht konstant sein, sondern mit dem physiologischen Zustande der Zelle variieren, und soll z. B. bei in Wasser erstickten Tieren die von Solbrig angegebene Höchstzahl von 13 überschreiten können. Erhard gibt an, daß die Schnecken in den großen Ganglienzellen eine oft bis auf 100 gesteigerte Zahl von Nucleolen besäßen, die relativ klein wären. Ich habe die Zahl der Nucleolen in den großen Ganglienzellen oft noch höher gefunden. Der Schnitt, den die Fig. 1, Taf. I darstellt, zeigt außer fünf durch ihre Größe stark hervorragenden Nucleolen noch zahlreiche kleinere, von denen die kleinsten die Chromatinkörnchen nur wenig an Größe übertreffen. Es enthält so der eine Schnitt schon allein gegen 25 Nucleolen, woraus man sich einen Begriff von ihrer hohen Gesamtzahl in der ganzen Zelle machen kann. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Anzahl der Kernkörperchen im allgemeinen zur Zellgröße in Beziehung steht. Ihre Zahl wird jedenfalls keine konstante sein, da wohl während der Zelltätigkeit eine stete Neubildung und andrerseits ein Abbau von Nucleolensubstanz vor sich geht, und da ihre Zahl vielleicht durch Verschmelzen mehrerer Nucleolen verändert werden kann.

Im vorigen Abschnitt wurde bei der Besprechung des Liningerüstes hervorgehoben, daß die Nucleolen stets im Mittelpunkt einer Anzahl von Lininfasern liegen, die von hier aus nach allen Richtungen ausstrahlen. Erhard vermochte bei der großen Verschiedenheit im äußeren Habitus der Kernkörperchen als einzige allgemein gültige Regel nur den Satz aufzustellen, daß die Nucleolen stets in das Liningerüst eingebettet sind. Dies wurde schon 1895 von Pflücke betont. Über die Art des Zusammenhangs zwischen den Nucleolen und den Lininfasern äußert sich Pflücke, daß er es unentschieden lassen müsse, ob die zum Nucleolus tretenden Lininfäserchen mit der Substanz desselben verschmelzen oder ob jener dem Vereinigungspunkt der Gerüstbälkchen nur aufgelagert sei. In Analogie mit den Verhältnissen bei den Chromatinkörnchen, die im vorigen Abschnitt im Anschluß an Textfig. 33 dargelegt wurden, möchte ich annehmen, daß auch die Nucleolen dem Liningerüst nicht fest eingelagert sind, daß also keine Verschmelzung der Substanz des Liningerüstes mit der des Kernkörperchens besteht, so daß die Möglichkeit gegeben ist, daß das Kernkörperchen ebenso wie die Chromatinkörnchen unter Umständen im Kern verlagert werden kann. – Selten findet man die Nucleolen dicht an der Kernmembran liegen. Fast stets liegen sie in einiger Entfernung von derselben mehr oder weniger im Mittelpunkte des Kernes.

Die Größe der Nucleolen ist, wie schon erwähnt wurde, recht verschieden. Es wurde oben auf die bedeutenden Größenunterschiede aufmerksam gemacht, welche in den Nucleolen auf der Fig. 1, Taf. I vorhanden sind. Legendre hat den Durchmesser der großen Nucleolen als 7—8 μ angegeben, das ist eine Größe, welche derjenigen der chromatischen Zellen des Protocerebrums entspricht. Die auf Taf. I, Fig. 1 dargestellten fünf großen Nucleolen haben einen Durchmesser von etwa 7 μ, ebenso die Nucleolen auf Taf. I, Fig. 2 und 9. Die auf Taf. I, Fig. 3—8 wiedergegebenen Nucleolen sind 10—12 μ groß; es sind dies die größten, die bei *Helix* vorkommen; sie sind verhältnismäßig selten und auf die großen Zellen der Eingeweideganglien beschränkt.

Die Gestalt der Nucleolen ist meistens eine kugelförmige oder weicht wenig von der Kugelform ab. Außerdem kommen Nucleolen von eiförmiger und nierenförmiger Gestalt vor (vgl. Taf. I, Fig. 1). Von eigenartiger Form ist der auf Taf. I, Fig. 6 dargestellte Nucleolus. Ich möchte annehmen, daß es sich hier nicht um ein einziges Kernkörperchen handelt, sondern, entsprechend den vier hellen Centren im Innern, um einen Komplex von vier Kernkörperchen, die miteinander verschmolzen sind. Ein Kernkörperchen von ähnlicher Form ist von Lubosch im Tritonei beobachtet worden und wird von ihm als wurstförmig bezeichnet. — Die Oberfläche der kleinen Nucleolen ist durchweg glatt, die der großen zuweilen ausgebuchtet oder gezackt (vgl. Taf. I, Fig. 3—8), eine Erscheinung, auf die unten näher eingegangen werden soll. — Legendre beobachtete, daß bei erstickenden Schnecken die Nucleolen häufig eiförmig oder nierenförmig wurden. Erhard glaubte, alle Abweichungen von der Kugelform auf Kunstprodukte bei der Fixierung oder auf momentane Stoffwechselvorgänge zurückführen zu müssen.

In ihrem Verhalten gegenüber Farbstoffen unterscheiden sich die kleinen Nucleolen nur unwesentlich von den Chromatinkörnchen. Wie diese färben sie sich mit allen Chromatinfarben intensiv. Auf einen Unterschied im tinktoriellen Verhalten der beiden Kerngranulationen wurde im vorigen Abschnitt schon hingewiesen, nämlich auf ihr verschiedenes Verhalten bei Doppelfärbung mit einer Methylenblau-Eosinlösung, wobei sich die Nucleolen als stärker basophil als die Chromatinkörnchen erweisen. ERHARD beobachtete, daß sich die Kernkörperchen von *Aplysia* bei der Dreifachfärbung nach BIONDI, EHRLICH, HEIDENHAIN zuweilen nicht rein grün färbten wie die Chromiolen, sondern graugrün, und daß sie bei *Helix* mit Safranin oft nicht rein rot wurden, sondern eine ziegelrote Farbe annahmen. Durch Verdauungsversuche mit Pepsin-Salzsäure konnte ERHARD feststellen, daß die rein chromatisch gefärbten Kernkörperchen nicht verdaut wurden, die andern dagegen wurden verdaut.

Wie die kleinen Nucleolen, so bestehen auch die größeren zuweilen aus einer einzigen homogenen Substanz. In der Regel jedoch setzen sie sich aus zwei verschiedenen Substanzen zusammen, die konzentrisch zueinander liegen, einer äußeren Rindenzone und einer centralen Zone. Diese sind in ihrem tinktoriellen Verhalten sehr verschieden. Die Randschicht ist stark basophil; sie besteht aus der gleichen Substanz wie die kleinen und größeren einheitlichen Nucleolen. Die centrale Zone reagiert schwach acidophil, sie nimmt also bei Safranin-Lichtgrünfärbung einen blaßgrünen, bei Färbung mit Eosin einen blaßroten Farbton an. Die Fig. 1, Taf. I zeigt unter den fünf großen Nucleolen zwei, welche aus den beiden verschiedenen Substanzen bestehen. — Die beiden Zonen des Nucleolus sind von verschiedener Breite. Bald ist die chromatische Randzone sehr breit und die blasse Substanz des Centrums dementsprechend auf einen kleinen Raum beschränkt; bald ist umgekehrt die centrale Zone umfangreich und die Randzone zu einem schmalen Ringe reduziert. Den letzteren Fall stellt Taf. I, Fig. 2 dar.

Die Zusammensetzung der Nucleolen aus zwei konzentrischen Substanzen wurde bei *Helix* schon von PFLÜCKE und LEGENDRE beobachtet. ERHARD dagegen hat sie bei *Helix* nicht gesehen, wohl aber bei *Piscicola*. PFLÜCKE fiel in den Nervencentren verschiedener Wirbellosen die centrale Substanz im Innern des Nucleolus als »helle, kreis- oder eiförmige Stellen« auf, und zwar sowohl an frischen wie auch an konservierten Objekten. Besonders deutlich erkannte er sie bei den Gasteropoden, wo sie nach seiner Beschreibung zuweilen eine derartige Ausdehnung erlangte, daß die Masse des Nucleolus bis auf einen schmalen Randstreifen verschwunden war. Er hielt diese inneren hellen Stellen für Vacuolen. Legendre, der die feine innere Struktur der Nucleolen von *Helix* am eingehendsten beschrieben hat, spricht von zwei konzentrischen Zonen des Nucleolus und glaubt feststellen zu können, daß die Zahl der Nucleolen, welche diese zwei Zonen enthalten, bei im Wasser erstickenden Tieren zunimmt.

Nucleolen, die aus zwei tinktoriell verschiedenen Substanzen bestehen, sind außer auf den Fig. 1 und 2, Taf. I, auf die schon hingewiesen wurde, auch auf Taf. I, Fig. 3—6 dargestellt. Taf. I, Fig. 4 zeigt außer dem hellen Centrum in der chromatophilen Randzone einen Kranz von kleinen vacuolenartigen Gebilden, die aus der gleichen schwach acidophilen Substanz zu bestehen scheinen wie die centrale Zone. Ebenso enthalten die Nucleolen auf Taf. I, Fig. 5 und 6 auch in der Randzone kleine Lücken mit acidophiler Substanz. Taf. I, Fig. 3 stellt einen großen Nucleolus aus einem mit Sublimat fixierten und mit Ehrlichs Dreifarblösung gefärbten Präparat dar. Er besteht aus drei verschiedenen Substanzen. Die helle Substanz im Centrum entspricht der centralen acidophilen Substanz auf den Fig. 2 und 4—6, Taf. I, der dunkle Ring, der das helle Centrum umschließt, ist jedenfalls mit der roten chromatophilen Randzone auf jenen Figuren identisch. Um den dunklen Ring herum liegt ein Kranz von grüner Farbe, der eine unregelmäßig ausgebuchtete Oberfläche hat. Da dieser Kranz in seiner Färbung vollkommen den Chromiolen, die den Nucleolus umgaben, entsprach, ist anzunehmen, daß er sich aus Chromatinkörnchen zusammensetzt, die sich dem Nucleolus dicht angelagert haben. Auf diese Erscheinung ist unten noch zurückzukommen.

Von den bisher beschriebenen mit acidophiler Substanz angefüllten Räumen des Nucleolus durchaus verschieden sind stark leuchtende Körperchen, die in der Nucleolarsubstanz eingebettet liegen und sich scharf aus derselben hervorheben. Diese sind in der Literatur als Schrönsche Körnchen bekannt. Auf den Fig. 7—9, Taf. I sind sie so dargestellt, wie sie sich in mit Flemmingscher Lösung fixierten Präparaten und nach Färbung mit Safranin-Lichtgrün darboten. Ebenso sind auf Taf. I, Fig. 1 in drei der großen Nucleolen solche Gebilde vorhanden, auch einige von den kleinen Nucleolen enthalten sie. Sie fallen beim Heben und Senken des Tubus infolge ihres Leuchtens stark ins Auge. Ihre Lage im Kernkörperchen ist verschieden. Meistens nehmen sie das Centrum desselben ein, wie in den Nucleolen auf Taf. I, Fig. 1 und 9. Dies ist fast durchweg der Fall, wenn der Nucleolus nur ein einziges großes Schrönsches Korn enthält; ist jedoch eine größere Anzahl davon vorhanden, so können sie über den ganzen Nucleolus verstreut liegen, wie es auf Taf. I, Fig. 7 der Fall ist. Unter den vielen Körnchen der Fig. 7, Taf. I ragt eines durch seine Größe hervor, das nahezu im Centrum liegt. Die Fig. 8, Taf. I zeigt zwei solcher Körnchen von beträchtlicher Größe. Es scheint jedoch die Form des Nucleolus dafür zu sprechen, daß er durch Verschmelzung zweier ursprünglich selbständiger Nucleolen entstanden ist, die beide ein centrales Körnchen enthielten. — Daß die Schrönschen Körnchen über den ganzen Nucleolus verteilt sein können, gilt nur für solche Nucleolen, die aus einer einheitlichen Substanz bestehen; denn die Körnchen kommen nur in der chromatophilen Substanz der Nucleolen vor, niemals in der blassen centralen Substanz derselben. Das geht z. B. aus Taf. I, Fig. 5 hervor, die einige kleine Körnchen in der roten Randzone des Nucleolus zeigt, ebenso aus Taf. I, Fig. 6.

Die Form der kleinen Körnchen ist meist rund oder etwas länglich; die großen dagegen erscheinen oft eckig und haben scharfe Kanten und Risse. In ihrer Größe sind sie, wie aus den Figuren hervorgeht, recht verschieden. Die größten haben einen Durchmesser von etwa 5 μ (z. B. das große Körnchen auf Taf. I, Fig. 8; fast ebenso groß ist das auf Taf. I, Fig. 9 dargestellte). Die mittelgroßen sind 2—3 μ groß, die kleinen 1 μ und weniger. Sie erweisen sich stets als unfärbbar.

Was stellen diese Körnchen dar? Ihre Form läßt zunächst vermuten, daß es sich um eine feste Substanz handelt, auf welche Farbstoffe nicht einwirken. Da sich bei den größeren Körnchen häufig Ecken und Kanten beobachten ließen, die ihnen eine ziemlich regelmäßige Form gaben, so vermutete ich zunächst, daß ihnen vielleicht Kristallnatur zukommen könnte. Untersuchungen im polarisierten Licht ließen jedoch von einer solchen Kristallnatur nichts erkennen. Später konnte ich mich davon überzeugen, daß die Körnchen aus einer Substanz bestehen, die schwächer lichtbrechend ist als das Einschlußmittel. Über ihre Beschaffenheit bin ich mir vollkommen im unklaren geblieben.

Die Schrönschen Körnchen in den Nucleolen von *Helix* sind schon von Legendre gesehen worden. Er hat sie zuerst im Jahre 1905 beschrieben, und zwar als stark lichtbrechende unregelmäßige Körnchen. 1908 dagegen vertritt Legendre die Ansicht, daß die fraglichen Gebilde keine festen Körperchen repräsentieren, sondern als Vacuolen angesehen werden müssen, welche mit einer Substanz von schwächerem Lichtbrechungsvermögen als Kanadabalsam erfüllt sind. Es handelt sich dabei, wie Legendre vermutet, um eine Flüssigkeit, die jedenfalls nicht wässeriger Natur sein könne, weil sie allen Versuchen, sie zu entwässern, widerstehe.

In der Literatur finden sich bei verschiedenen Autoren Angaben über das Vorkommen von lichtbrechenden Körperchen in der Nucleolarsubstanz. Die Bezeichnungen für diese Körperchen sind sehr verschieden, und es ist nicht immer möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob sie wirklich den fraglichen Körperchen bei *Helix* entsprechen, oder nicht vielleicht mit der oben beschriebenen blassen acidophilen Substanz des Nucleolus identisch sind. Im folgenden sind nur diejenigen Angaben berücksichtigt worden, für welche mir eine Identität mit den »Körnchen« sicher zu sein schien. Dies gilt natürlich zunächst für das von SCHRÖN 1865 geschilderte »Korn im Keimfleck und in dem Kernkörperchen der Ganglienzellen bei Säugetieren«, von dem SCHRÖN aussagt, daß er ein dunkler, bald mehr runder, bald mehr eckiger Körper sei, der ein homogenes Aussehen und ein starkes Lichtbrechungsvermögen habe. Es entspricht das tinktorielle Verhalten dieses von SCHRÖN beobachteten Körnchens meinen eigenen oben geschilderten Beobachtungen bei *Helix*. SCHRÖN sagt darüber: »Bemerkenswert ist das Verhalten des Korns im Keimfleck gegen die Imbibition. Während die Zona pellucida den Farbstoff sehr wenig, das Keimbläschen schwach, der Keimfleck sehr begierig annimmt, bleibt das Korn im Keimfleck ganz ungefärbt.«

Das »SCHRÖNsche Korn« ist später von vielen Autoren wiedergesehen und sehr verschieden gedeutet worden. Es seien hier nur einige der ausführlicheren Angaben erwähnt. FLEMMING (1882) teilt nicht die Ansicht SCHRÖNS, daß die fraglichen Gebilde solide Körperchen darstellen, hält sie vielmehr für Vacuolen, »welche von Flüssigkeit oder doch von einem viel weniger lichtbrechenden Medium gefüllt werden als die umgebende Nucleolensubstanz ist«. v. LENHOSSEK erwähnt 1895 in den Nucleolen von Nervenzellen, die mit FLEMMINGscher Lösung und mit Hämatoxylin behandelt worden waren, kleine punktförmige, ganz schwarze Gebilde, die in der Mitte des Kernkörperchens liegen. Er bezeichnet sie als »Nucleoluli«. Ob diese Gebilde Vacuolen darstellen, läßt v. LENHOSSEK dahingestellt.

Sehr eingehend hat sich RUZICKA mit den SCHRÖNschen Körnern beschäftigt. Er berichtet 1897 und 1899 ausführlich darüber. RUZICKA fand die Körnchen in den Nucleolen centraler Nervenzellen von verschiedenen Wirbeltieren und vom Menschen. Sie lagen darin entweder zu mehreren als sehr kleine dunkle Körnchen, die zu einem dichten Haufen zusammengedrängt waren, oder sie waren größer und lagen dann meistens einzeln im Centrum des Nucleolus. Eine von RUZICKA eigens zur Beobachtung dieser Körnchen ausgearbeitete Methode ließ dieselben von der Oberfläche betrachtet als dunkel gefärbte Körner erscheinen, doch enthielten sie, wie sich beim Verschieben des Tubus erkennen ließ, eine centrale lichtere Stelle, so daß sie wie hohl erschienen. Das Innere der Körnchen war demnach ungefärbt geblieben. Mit Silbernitrat jedoch konnte RUZICKA eine Durchfärbung der Gebilde erreichen. Seine Beobachtungen brachten RUZICKA zu der Überzeugung, daß die SCHRÖNschen Körner solide Körperchen darstellen. — Diese Ansicht wird auch von OBERSTEINER geteilt, der 1896 und 1898 Angaben über das im Nucleolus vorkommende, von ihm als »Nucleolulus« bezeichnete Körperchen machte. — HOLMGREN sah 1900 die von RUZICKA beschriebenen dunklen stark lichtbrechenden Körnchen in den Nervenzellen von *Acanthias*. Sie lagen im Centrum der Nucleolen zu dreien oder mehreren. — Als MAUTHNER-SCHRÖNsche

Körperchen hat im Jahre 1908 NEMILOFF die stark lichtbrechenden Gebilde in den Nervenzellen verschiedener Fische (Ganoiden und Knochenfische) beschrieben. Er fand sie ziemlich konstant darin und konnte zwei Arten unterscheiden, nämlich 1. blasse schwächer lichtbrechende Gebilde, von beträchtlicher Größe, die mehr den Eindruck von Vacuolen machten, und 2. kleinere, stärker lichtbrechende Gebilde, die eher festen körnigen Einschlüssen als Vacuolen glichen. Es ist wahrscheinlich, daß die Gebilde der ersten Art, die NEMILOFF angegeben hat, der oben beschriebenen acidophilen Substanz in den Nucleolen von *Helix* entsprechen, während die der zweiten Art wohl mit den körnchenartigen Gebilden bei *Helix* identisch sind. — In der sehr eingehenden Arbeit von MONTGOMERY über die Morphologie des Nucleolus finden sich zahlreiche Angaben über Vacuolen, die in den Nucleolen vorkommen. Es wird von MONTGOMERY darauf hingewiesen, daß jedenfalls zahlreiche als »Nucleoluli« beschriebene Strukturformen innerhalb des Kernkörperchens nichts weiter als Vacuolen sind, die infolge ihres starken Lichtbrechungsvermögens als solide Körper erscheinen.

Die vorstehenden Angaben aus der Literatur lassen erkennen, daß die »SCHRÖNschen Körner« in den Nucleolen der Nervenzellen eine weite Verbreitung haben, daß aber die Frage, was sie darstellen, noch weit davon entfernt ist, geklärt zu sein. Dasselbe gilt für die Frage nach ihrer Bedeutung, die natürlich so lange dunkel bleiben wird, wie über die Funktion des Nucleolus selbst nicht volle Klarheit herrscht.

Für die Frage, welche Rolle dem Nucleolus in der Zelle zukommt, können vielleicht Nucleolenformen, wie sie sich in den großen Ganglienzellen von *Helix* beobachten lassen, von einiger Bedeutung sein. Man sieht dort zuweilen Nucleolen, deren Oberfläche nicht glatt ist, sondern zahlreiche körnchenartige Ausbuchtungen zeigt, so daß der Eindruck hervorgerufen wird, als sei der Nucleolus an seiner Oberfläche mit zahlreichen Körnchen besetzt. Da diese Ausbuchtungen in ihrer Form und Färbung vollkommen den Chromatinkörnchen, die den Nucleolus umgeben, entsprechen, so möchte ich sie für Chromatinkörnchen halten, die mit dem Nucleolus verschmolzen sind. Die Fig. 3—8, Taf. I stellen derartige Nucleolen mit unregelmäßiger Oberfläche dar. Auf Taf. I, Fig. 3, 4, 5 und 7 ist die Chromatinkörnchenschicht scharf gegen die Nucleolensubstanz abgegrenzt, auf Taf. I, Fig. 6 und 8 ist dies nicht der Fall.

Was für eine Bedeutung hat diese Anhäufung von Chromatin an der Oberfläche des Nucleolus? ERHARD beobachtete dieselbe Erscheinung einmal an einer kleinen Ganglienzelle der Weinbergschnecke. Es machte ihm den Eindruck, als wenn die Chromatinkörnchen aus dem Nucleolus hervorsproßten, um so mehr, als er das Liningerüst ziemlich leer von Chromatin fand, und es schien ihm diese Erscheinung dafür zu sprechen, daß dem Nucleolus eine Bedeutung für die Chromatinbildung zukomme. Die von mir beobachteten Nucleolen mit angelagertem Chromatin gehörten meistens Ganglienzellen an, die sehr reich an Chromatin waren. Dieser Umstand scheint mir nicht für eine Neubildung von Chromatin zu sprechen. Eher halte ich es für wahrscheinlich, daß hier der entgegengesetzte Prozeß vor sich geht, eine Einverleibung und ein Abbau von Chromatinsubstanz durch den Nucleolus. Auffallend ist es nämlich, daß es sehr häufig die Kernkörperchen mit angelagertem Chromatin sind, welche die oben beschriebenen Differenzierungen im Innern in Form von Schrönschen Körnern und acidophiler Centralsubstanz aufweisen. Das läßt vermuten, daß zwischen diesen beiden Erscheinungen ein Zusammenhang besteht. Die Differenzierungen in den Nucleolen deuten wahrscheinlich auf chemische Prozesse hin, die sich in ihnen abgespielt haben oder zur Zeit der Fixierung abspielten. Heidenhain vertritt die Ansicht, »daß es sich bei der Vacuolisierung zum Teil wenigstens um Zersetzungserscheinungen der nucleären Masse handelt, hervorgerufen durch den autolytischen Abbau ihrer Substanz und Produktion löslicher Körper, welche sich mit der Umgebung in das Lösungsgleichgewicht zu setzen suchen«. Die Anlagerung von Chromatinkörnchen an die betreffenden Nucleolen läßt vermuten, daß hier auch Chromatinsubstanz in den Abbauprozeß miteinbezogen wird.

Zu ähnlichen Vermutungen kam Obst bei seinen Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Er beobachtete in den Eiern von *Helix pomatia* zuweilen, daß das Chromatin sich »nach Art eines Hofes« den Nucleolen angelagert hatte, und deutete diese Erscheinung so, daß dieser Chromatinsaum zur Substanzvermehrung des Nucleolus verwendet würde, und zwar in feinsten Partikelchen in ihn überginge.

3. Das Cytoplasma.

Die Grundstruktur des Cytoplasmas.

Das Cytoplasma der lebenden Nervenzelle von *Helix* zeigt keinerlei Struktur; es erscheint vielmehr vollkommen homogen. Die fixierte und gefärbte Zelle dagegen zeigt deutlich eine cytoplasmatische Struktur, die je nach Art der Vorbehandlung des Objekts verschieden erscheint. Darüber hat Legendre ausführliche Angaben gemacht, die ich im großen und ganzen bestätigen kann. Legendre beobachtete, daß bei den Pulmonaten nach Behandlung der Ganglien mit den Fixierungsgemischen von Gilson oder Bouin, wie auch nach Vorbehandlung mit absolutem Alkohol oder mit Formol die Ganglienzelle eine netzförmige Struktur zeigte, die mehr oder weniger deutlich ausgeprägt war. Ganz anders sahen die Zellen aus, wenn ein Osmiumgemisch zur Fixierung gebraucht worden war, z. B. die Gemische von Flemming, Lindsay oder Laguesse. In diesem Falle war von einer netzförmigen Struktur des Cytoplasmas nichts zu erkennen; es erschien dagegen körnig. Legendre hat diese Struktur folgendermaßen beschrieben: »Le corps cellulaire semble formé de granules irréguliers, allongés, disposés en couches irrégulièrement concentriques entre la membrane nucléaire et la surface cellulaire; ces granules mal séparés par de petits espaces plus clairs, donnent au cytoplasma un aspect granuleux, strié, difficile à définir . . . En effet, on ne peut dire, si le réseau obtenu par d'autres méthodes correspond aux granules ou à la substance intergranulaire que montrent les fixateurs chromoosmiques.« — Wieder ein andres Bild zeigten Präparate, die nach der Methode von Benda oder der von Apathy behandelt worden waren. In diesen erschien das Cytoplasma der Ganglienzelle so feinkörnig, daß es fast als homogen bezeichnet werden konnte.

Von den erstgenannten Methoden, die nach Legendres Angaben das Cytoplasma netzförmig erscheinen lassen, habe ich die Methode von Bouin, außerdem Formolkonservierung und Konservierung mit absolutem Alkohol angewandt. Alle drei Methoden zeigen in der Ganglienzelle, allerdings verschieden deutlich, ein Wabenwerk. Am schärfsten tritt es nach Fixierung mit absolutem Alkohol hervor. Nach dieser Methode waren die Schnitte behandelt, aus denen die Textfig. 34 bis 38 einzelne Zelltypen wiedergeben. Auf diese soll weiter unten näher eingegangen werden. —

Von den obengenannten Chromosmiumgemischen kam nur die Flemmingsche Lösung zur Anwendung. Nach Konservierung mit dieser Lösung zeigt das Cytoplasma der Ganglienzelle ein Strukturbild, das im großen und ganzen der oben angeführten Beschreibung Legendres entspricht. Es lassen sich in ihm mehr oder weniger deutlich feine, dunkler gefärbte Körnchen erkennen, die durch helle Zwischenräume voneinander getrennt sind. Die Körnchen liegen meistens um den Kern herum am dichtesten und sind reihenweise, konzentrisch zur Kernmembran angeordnet. Hier erscheint das Plasma infolgedessen dunkler als nahe der Zellperipherie, wo die Körnchen oft weit getrennt voneinander liegen und die helle Zwischensubstanz überwiegt. Je mehr die Körnchen gegenüber der Zwischensubstanz zurücktreten oder je feiner sie sind, um so mehr macht das Cytoplasma den Eindruck einer homogenen Substanz. Gut fixierte Flemming-Präparate lassen alle Übergänge von einem körnigen zu einem nahezu homogenen Cytoplasma erkennen: es sind namentlich die größeren Zellen, deren Cytoplasma körnig erscheint, während die kleineren Zellen oft einen mehr homogenen Eindruck hervorrufen. Ganz ähnliche Strukturbilder wie nach Konservierung mit Flemmingscher Lösung erhält man nach Fixierung mit Sublimat oder nach Behandlung des Präparats nach der Methode von Meves-Benda. Die letztere läßt, wie auch Legendre angegeben hat, die Körnelung am meisten zurücktreten.

Die fixierte Ganglienzelle von *Helix* läßt also, wie im vorstehenden gezeigt worden ist, zwei verschiedene Erscheinungsformen des Cytoplasmas erkennen: eine wabenförmige bei Anwendung von absolutem Alkohol, Formol oder formolhaltigen Fixierungsmitteln, die wir kurz die Fixierungsmittel der I. Gruppe nennen wollen; eine granuläre Struktur bei Konservierung mit Chromosmiumgemischen oder mit Sublimat, den Fixierungsmitteln der II. Gruppe. Wie lassen sich die beiden Strukturen miteinander in Einklang bringen und welche von beiden ist als die eigentliche cytoplasmatische Struktur aufzufassen? Legendre, der diese Fragen auch aufgeworfen hat, bleibt die Antwort darauf schuldig. Daß es sich bei einer dieser beiden Strukturformen des Cytoplasmas um ein Kunstprodukt handelt, wie man vielleicht annehmen könnte, halte ich aus dem Grunde für unwahrscheinlich, als jede von beiden nicht durch ein einziges, sondern durch eine Gruppe von Fixierungsmitteln zur Darstellung gebracht wird. Zwar lassen sich bei *Helix* beide Strukturformen nicht an der lebenden Zelle erkennen, doch ist das kein Beweis gegen ihre Existenz. Einmal ist die Zelle als Ganzes zu kompakt, als daß man feinste Struktureinzelheiten in ihr erkennen könnte, andrerseits sind jedenfalls die Differenzen im Lichtbrechungsvermögen der verschiedenen Cytoplasmaelemente sehr gering, und diese entziehen sich schon allein aus dem Grunde der Beobachtung. Im Gegensatz dazu steht die Angabe von Goldschmidt, daß es ihm an der Nervenzelle von *Ascaris* möglich gewesen sei, die Plasmawaben auch im Leben zu beobachten.

Wenn keine der beiden in Frage stehenden Strukturformen der Zelle erst künstlich durch die Konservierung hervorgerufen worden ist, so müssen beide nebeneinander existieren. Daß dies wirklich der Fall ist, wird dadurch bewiesen, daß es gelingt, beide Strukturformen gleichzeitig zur Darstellung zu bringen. In Präparaten nämlich, die nach Konservierung mit Sublimat nach einer speziellen Methode behandelt worden sind, um die färbbaren Körnchen des Cytoplasmas darzustellen, nimmt man zuweilen eine netzförmige Anordnung dieser Körnchen wahr. Durch diese Anordnung ist im Cytoplasma ein Strukturbild entstanden, das vollkommen dem durch Alkohol- oder Formolkonservierung hervorgerufenen entspricht. Dies erklärt sich so, daß die Körnchen, die gewöhnlich in zur Kernoberfläche konzentrischen Reihen liegen, in diesem Falle einem dem Zellkörper zugrunde liegenden Wabenwerk angelagert sind. Dieses Wabenwerk ist, wie oben ausgeführt wurde, nach Anwendung der Konservierungsmittel der II. Gruppe für gewöhnlich nicht sichtbar; erst durch die Anlagerung der färbbaren Körnchen tritt es hervor. (Näheres darüber siehe im Abschnitt über Nissl-Substanz.) — Auffallend ist es, daß es gerade die besten Fixierungsmittel sind, die für die Ganglienzelle von *Helix* in Betracht kommen, welche die Wabenstruktur nicht zum Vorschein bringen. Dies beruht wohl darauf, daß sie nicht allein die Wabenwände fixieren, sondern in gleicher Weise auch die Zwischensubstanzen, welche die Waben füllen und den Wabenwänden dicht angelagert sind. Die Konservierungsmittel der andern Gruppe dagegen fixieren die verschiedenen Substanzen nicht gleichmäßig gut. Der absolute Alkohol z. B., der die Waben am besten zur Darstellung bringt, ist nicht nur Fixierungsmittel, sondern gleichzeitig auch ein vorzügliches Lösungsmittel. Das hat zur Folge, daß bei Benutzung von absolutem Alkohol zum Fixieren dem Zellkörper gleichzeitig Substanzen entzogen werden, und das ist vielleicht der Grund dafür, daß gerade nach Konservierung mit absolutem Alkohol die cytoplasmatischen Waben so klar hervortreten. Es beruht also, wie wir jetzt erkannt haben, das verschiedenartige Strukturbild des Cytoplasmas darauf, daß in einem Falle die Wabenstruktur deutlich hervortritt, im andern Falle dagegen das ebenfalls vorhandene Wabenwerk infolge von gleichartiger Fixierung der Zwischensubstanzen nicht zu erkennen ist. Das Wabenwerk liegt mithin dem Cytoplasma einer jeden Ganglienzelle zugrunde und ist deshalb als seine Grundstruktur anzusehen.

In der Frage nach der Grundstruktur des Cytoplasmas der Nervenzelle gehen die Ansichten der Forscher nicht allzuweit auseinander; fast alle stimmen heute in der Beschreibung eines alveolären oder wabenartigen Baues desselben überein. Es sei hier nur die Äußerung Heidenhains über die Grundsubstanz des Cytoplasmas der Ganglienzelle aus »Plasma und Zelle« angeführt: »Eine allgemeine Überzeugung, welche aus den Protoplasmaforschungen der letzten Jahrzehnte entnommen wurde, geht dahin, daß dort, wo die fibrillären Differenzierungen im Zellenleibe auftreten, diese auf der Basis einer protoplasmatischen Grundmasse sich herausdifferenzieren, welche selbst wiederum einige

Strukturerscheinungen, z. B. Vacuolisierung oder Wabung, Granulierung usw. zeigen kann. . . . Auch bei den Nervenzellen ist eine derartige Grundmasse vorhanden. . . . Diese Grundmasse hat nach den Untersuchungen der Autoren eine spongiöse, wabige Struktur.« »Jedenfalls können wir uns dahin zusammenfassen, daß in den Nervenzellen eine Grundsubstanz von spongiöser, vielleicht alveolärer Natur vorhanden ist, und daß aller Wahrscheinlichkeit nach die Neurofibrillen in den Wabenwänden entlang laufen.« —

Die Bilder, die ich vom Wabenwerk der *Helix*-Ganglienzelle durch Fixierung mit absolutem Alkohol erhalten habe, waren ganz besonders klar. Die Textfig. 34—38 geben einige typische Bilder wieder. Das Präparat, dem sie entnommen wurden, war nach den Angaben von Stöhr mit absolutem Alkohol fixiert und mit wässeriger Fuchsinlösung gefärbt. Die Figuren zeigen, daß das Cytoplasma im optischen Schnittbild ein deutliches Maschenwerk darstellt. Dieses setzt sich aus feinsten Plasmabälkchen zusammen, von denen meistens drei in einem Knotenpunkte zusammenstoßen und auf diese Weise polygonale oder mehr oder weniger abgerundete Maschen bilden. Der Inhalt der Plasmawaben ist durch die Vorbehandlung herausgelöst worden. Er wird von Bütschli als Enchylema bezeichnet und soll aus einer wässerigen Flüssigkeit bestehen. — Die Größe der Plasmawaben ist verschieden. Meist sind sie so angeordnet, daß sich nach ihrer Größe verschiedene Wabenzonen im Plasma unterscheiden lassen: eine innere, mittlere und äußere bei den großen Zellen, eine innere und äußere bei den mittelgroßen. Die kleinen Ganglienzellen besitzen meist nur eine einzige Wabenzone.

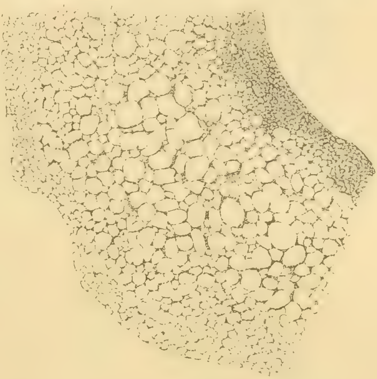


Fig. 34.

Stück aus dem Cytoplasma einer Riesenzelle des Visceralganglions. 5 μ. Absol. Alkohol, Fuchsin. Comp.-Oc. 12. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954.

Textfig. 34 gibt ein Stück einer Riesenzelle aus den Eingeweideganglien wieder, bei der deutlich drei Wabenzonen zu erkennen sind. Um den Kern herum liegt eine Zone sehr kleiner Waben. Bei vielen Zellen sind diese so fein, daß sie sich auch bei stärkster Vergrößerung kaum noch als Waben erkennen lassen. Dies gilt besonders von den an die Kernmembran unmittelbar angrenzenden Schichten. Die mittlere Zone besteht aus größeren Waben, die allmählich in die feineren Waben der peripheren Zone übergehen. Sie sind unregelmäßig angeordnet und in der Größe sehr verschieden. An eine besonders große Wabe grenzen oft mehrere kleine, welche die Zwischenräume zwischen den großen ausfüllen. Die Waben der peripheren Zone sind regelmäßiger gestaltet als die der mittleren Zone; sie sind durchweg kleiner. — Außer durch die Größe ihrer Waben unterscheiden sich die drei beschriebenen Zonen auch noch durch ihre Färbbarkeit. Am stärksten färben sich die Wabenwände in der inneren Zone, und in dieser wieder färben sich ganz besonders intensiv die Schichten, die der Kernmembran am nächsten liegen. Nach der Peripherie der Zelle hin nimmt die Färbbarkeit der Wabenwände immer mehr ab und ist daher in der peripheren Zone am schwächsten. Dies ist die Regel; doch kommt es auch vor, daß kaum ein Unterschied in der Färbbarkeit der einzelnen Zonen festzustellen ist. Auffallend ist, daß die Unterschiede in der Färbbarkeit der Cytoplasmazonen ganz den Verhältnissen entsprechen, die wir in bezug auf die Verteilung der färbbaren Substanz im Cytoplasma, des Cytochromatins (s. folgender Abschnitt) antreffen werden. Es ist darum anzunehmen, daß zwischen beiden eine Beziehung besteht, d. h. daß die Färbbarkeit der cytoplasmatischen Waben auf dem Vorhandensein einer chromatophilen Substanz beruht, die in Form feinster Körnchen den Wabenwänden angelagert ist.

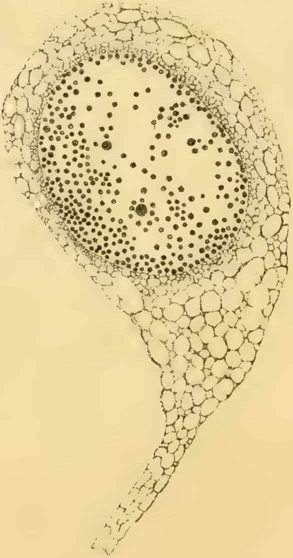


Fig. 35.

Mittelgroße Zelle aus den Eingeweideganglien. 5 μ. Abs. Alkohol, Fuchsin. Comp.-Oc. 12. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954.

Textfig. 35 zeigt eine mittelgroße Zelle aus den Eingeweideganglien. In dieser sind nur zwei Wabenzonen zu erkennen: dem Kern liegt eine

Schicht kleiner dunkel gefärbter Waben an, denen sich nach der Zellperipherie zu wenige Schichten größerer Waben anschließen.

Sehr merkwürdige Bilder zeigen oft die kleinen Ganglienzellen. Textfig. 36 gibt eine kleine Ganglienzelle aus den Eingeweideganglien wieder. Der geringen Mächtigkeit des Cytoplasmasaumes entsprechend wird dieser nur aus wenigen Wabenschichten, stellenweise sogar nur aus einer einzigen gebildet. Auffallend ist die bedeutende Größe einzelner Waben. Es fragt sich aber, ob diese den natürlichen Verhältnissen entspricht oder künstlich durch Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit hervorgerufen worden ist. Es scheint mir das letztere der Fall zu sein. Oft nämlich waren in den großen Waben Reste von Plasmabälkchen zu erkennen, die von der Wabenwand aus in das Lumen der Wabe hineinragten. Solche sieht man auch auf Textfig. 36 in einigen großen Waben. Diese würden dann also auf die Weise entstanden sein, daß beim Eindringen der Konservierungsflüssigkeit die Scheidewand zwischen zwei Waben zerrissen ist und die neuentstandene größere Wabe sich abgerundet hat.

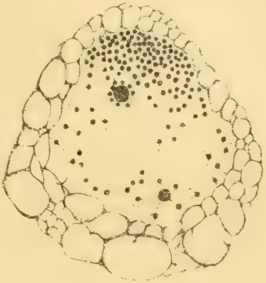


Fig. 36.

Kleine Zelle aus den Eingeweideganglien. 5 μ. Abs. Alkohol, Fuchsin. Comp.-Oc. 12. **Zeiss** hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954.

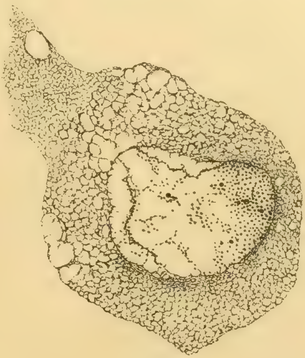


Fig. 37.

Mittelgroße Zelle aus den Eingeweideganglien. 5μ. Abs. Alkohol, Fuchsin. Oc. III. **Zeiss** hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984.

Textfig. 37 stellt eine mittelgroße Ganglienzelle ebenfalls aus den Eingeweideganglien dar. Sie ist bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet als die Textfig. 34—36. Ebenso wie in Textfig. 35 lassen sich auch hier zwei Wabenzonen unterscheiden, die allmählich ineinander übergehen: um den Kern herum liegen kleine dunkel gefärbte Waben, und der übrige Teil des Zellkörpers wird von etwas größeren, schwächer gefärbten Waben ausgefüllt. Die auffallend großen Waben in der Nähe der Ansatzstelle der Achsenfaser und in derselben sind jedenfalls ein Kunstprodukt und sind durch Zerreißen der Wabenwände entstanden.

Meine Befunde stimmen durchaus mit den allerdings nur wenig eingehenden Angaben von LEGENDRE über das Wabenwerk des Zellkörpers, das er als »réseau spongioplasmique« beschrieben hat, überein. Auch LEGENDRE beobachtete, daß die Waben nach der Peripherie zu größer sind als um den Kern herum, wo sie oft eine solche Feinheit haben und so stark mit chromatophiler Substanz angefüllt sein sollen, daß ihre Beobachtung unmöglich gemacht wird.

Ebenso wie die plasmatische Substanz des Zellkörpers, so wird auch die der Achsenfaser aus einem Wabenwerk zusammengesetzt. LEGENDRE beobachtete, daß an der Ansatzstelle der Achsenfaser die Plasmawaben sich streckten und sich nach der Achsenfaser hin richteten, um schließlich in die Fibrillen der Achsenfaser überzugehen. Die Untersuchungen von HELD an Wirbeltieren (1895 und 1897) ergaben jedoch, daß auch in der Achsenfaser ein deutliches Wabenwerk vorhanden ist, das sich dort »im Zustande der Längsdehnung« befindet; im Polkegel breitet es sich strahlig nach allen Seiten aus, um in die durch keine besondere Regelmäßigkeit ausgezeichneten Maschen des Zellkörpers überzugehen.

Der Übergang der Waben des Zellkörpers in diejenigen der Achsenfaser geschieht bei *Helix* in so verschiedener Weise, daß sich kaum etwas Allgemeines darüber sagen läßt. So wie LEGENDRE den Übergang beschrieben hat, verhalten sich häufig die mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen, also solche, deren Achsenfaser sehr fein ist. Textfig. 35 zeigt eine solche Zelle. An dem Ursprungspol der Achsenfaser liegen nahe am Kern die Waben noch ohne regelmäßige Anordnung, weiter vom Kern entfernt richten sie ihre Längsachse schon der Achsenfaser zu, um in der Achsenfaser selbst sich zu parallel verlaufenden Längsreihen zu ordnen. Dieselbe Figur könnte auch zugleich als Veranschaulichung zu der oben angeführten Beschreibung HELDS dienen. — Textfig. 37 zeigt eine Zelle, in welcher der Übergang des Zellkörpers in die Achsenfaser, die aus außerordentlich feinen, schwach färbbaren Waben besteht, ganz unvermittelt vor sich geht. Der Unterschied in der Größe der Waben des Zellkörpers und der der Achsenfaser ist ziemlich bedeutend. Auffallend ist hier, daß die Achsenfaser nicht längsstreifig ist, wie in den meisten Fällen, sondern daß die Waben in ihr ohne bestimmte Richtung angeordnet sind.

Eine typische längsstreifige Achsenfaser, ein Stück einer Achsenfaser einer Riesenzelle. ist in Textfig. 38 dargestellt. Die Wabenwände waren äußerst zart und nahezu ungefärbt, und es war unmöglich, sie in ihrer Feinheit wiederzugeben. — Außer den beiden abgebildeten Fällen ist der Fall möglich, daß das feinwabige Plasma des Achsenfortsatzes sich in der Form eines Kegels tief in das Zellplasma hineinschiebt, so daß ein Bild entsteht, das an den Ursprungskegel des Wirbeltieraxons erinnert. Zwischen den drei beschriebenen Fällen kommen Übergänge vor, so daß die Strukturbilder recht mannigfaltige sind.

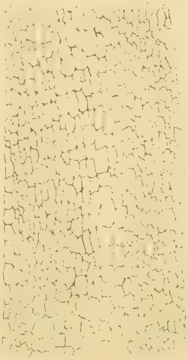


Fig. 38.

Stück der Achsenfaser einer Riesenzelle aus den Eingeweideganglien. 5 μ. Abs. Alkohol, Fuchsin. Comp.-Oc. 12. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954. Auf $^{4}/_{5}$ verkleinert.

Die Literatur über die Histologie der Ganglienzelle von *Helix* enthält nur recht spärliche Angaben über die Struktur des Cytoplasmas. Legendres Angaben darüber wurden schon oben erwähnt. Mac Clure gibt 1898 an, daß die Struktur der Grundsubstanz homogen zu sein scheine, eine Ansicht, zu der ihn die Betrachtung der lebenden Nervenzelle und von Präparaten, die mit Flemmingscher Lösung und mit Sublimat fixiert worden waren, geführt haben wird. Rohde beschreibt 1893 in der Ganglienzelle von Wirbellosen, wobei die Zelle von *Helix* besonders berücksichtigt worden ist, ein aus sehr dicht geflochtenen Fibrillen zusammengesetztes Spongioplasma und ein von diesen umschlossenes, auf Schnitten nur schwer zu beobachtendes Hyaloplasma. Das Spongioplasma soll bei vielen Ganglienzellen in doppelter Form vorhanden sein, teils als grobfibrilläres, teils als feinfibrilläres, wovon das feinfibrilläre den Fortsatz bildet und vom Grunde des Fortsatzes ausgehend sich auch über die Peripherie der Ganglienzelle ausbreiten kann. In diesem Falle lassen sich zwei Zonen in der Zelle unterscheiden: eine innere, dunkle, grobfibrilläre und eine äußere helle, feinfibrilläre, die entweder scharf voneinander abgesetzt sind, oder allmählich ineinander übergehen. Später (1898) spricht Rohde von zwei Substanzen, die den Zellkörper der Wirbellosen aufbauen, nämlich einer schwer färbbaren Grundsubstanz, die sich aus einem auf Schnitten feinkörnig fibrillär erscheinenden Spongioplasma und einer homogenen Masse, dem Hyaloplasma zusammensetzt; außerdem existiert noch eine zweite Substanz, die aus groben, intensiv sich färbenden, stark lichtbrechenden Fäden besteht, welche meist so eng aneinander liegen, daß die Grundsubstanz zwischen ihnen nur undeutlich hervortritt. Es scheint die Grundsubstanz in der Rohdeschen Beschreibung dem oben geschilderten Wabenwerk der *Helix*-Ganglienzelle identisch zu sein, während die grobfädige Substanz vielleicht den von außen in die Nervenzelle eindringenden Neurogliafasern entspricht, die im Abschnitt über die Holmgrenschen Kanäle beschrieben werden sollen. — Nehmen wir noch die histologischen Untersuchungen an anderen Mollusken hinzu, so ist die Angabe von Merton (1907) zu erwähnen, daß bei *Tethys leporina* der Bau des Ganglienzellkörpers ein netzig-wabiger sei und daß die Waben von einem Hyaloplasma ausgefüllt werden.

Wir haben im folgenden eine Reihe von Plasmaelementen zu betrachten, die sich auf der Basis der in diesem Abschnitt beschriebenen Grundsubstanz aufbauen. Zunächst soll von der hier schon mehrfach erwähnten chromatophilen Substanz, der Nissl-Substanz die Rede sein.

Die Nissl-Substanz.

Von fast allen Autoren, die sich eingehend mit dem histologischen Bau der Ganglienzellen der Pulmonaten beschäftigt haben, ist im Cytoplasma eine chromatophile Substanz festgestellt worden, die basophil reagiert. Es kommen hauptsächlich in Betracht: Pflücke (1895), Mac Clure (1898), Bochenek (1901), Holmgren (1902) und Legendre (1906). Die färbbare Substanz wird zwar von den einzelnen Autoren mit verschiedenen Namen belegt, doch kommen alle darin überein, daß sie der Nissl-Substanz der Wirbeltierganglienzelle homolog sei. Pflücke, der in der Nervenzelle von *Astacus* die färbbare Substanz als Spindeln erkannte, konnte ihr Vorhandensein zwar auch bei *Helix* und *Arion* feststellen, doch nur auf sehr dünnen Schnitten und bei Anwendung stärkster Vergrößerungen. Er fand dann im Cytoplasma feinste färbbare Körnchen, die besonders dicht in der Nähe des Kernes lagen. Mac Clure erkannte ebenfalls, daß die basophile Färbung im Cytoplasma von *Helix* und *Arion* auf der Anwesenheit von feinsten Körnchen beruhe. Sie waren sowohl nach Konservierung mit Flemmingscher Lösung, wie auch mit Sublimat im Plasma zu finden und färbten sich stark mit Methylenblau, Safranin oder Eisenhämatoxylin, also mit Kernfarben. Bei Anwendung von Eisenhämatoxylin konnte Mac Clure außer den feinen Körnchen noch sog. Spindeln darstellen, die sich mehr noch als die Körnchen durch dunkle Färbung vom hellen Plasma abhoben. Diese »Spindeln« entsprechen jedenfalls den von Bochenek beschriebenen »Blöcken«, die er in den mittelgroßen und großen Zellen von *Helix* fand, und für die er eine Zusammensetzung aus zahlreichen kleinen Körnchen nachweisen konnte. Legendre hat die Nissl-Substanz bei *Helix* als »substance chromatophile« beschrieben.

Die Angaben aller genannten Autoren stimmen darin überein, daß die chromatophile Substanz sich besonders im Zellkörper findet, wo sie gewöhnlich um den Kern herum am dichtesten liegt. In solchen Zellen ließ sich dann eine dunklere endoplasmatische von einer wenig gefärbten ectoplasmatischen Zone unterscheiden. In andern Zellen war die chromatophile Substanz fast gleichmäßig über das ganze Cytoplasma verteilt. — Über das Vorkommen der Nissl-Substanz im Zellfortsatz herrscht bei den verschiedenen Autoren keine Übereinstimmung. So stellte Mac Clure fest, daß sie in einigen Zellen plötzlich an der Basis des Fortsatzes endete, während sie sich bei andern noch eine kurze Strecke in denselben hineinerstreckte. Die größeren Ansammlungen von Körnchen, die »Spindeln«, nahm Mac Clure nur im Zellkörper, niemals in der Achsenfaser wahr. Er fand sie diffus über den Zellkörper verteilt oder in der endoplasmatischen Zone desselben reichlicher als in der ectoplasmatischen. Bochenek stellte fest, daß die chromatophilen Blöcke wie im Ectoplasma so auch im Polkegel weniger dicht lagen, und in der Achsenfaser völlig fehlten. Holmgren betont, daß die Nissl-Substanz diffus über den ganzen Zellkörper verteilt sei und findet größere Anhäufungen einer basophil reagierenden Substanz nur »in einer gewissen Kategorie größerer Nervenzellen«, die er jedoch nicht näher bezeichnet. Legendre gibt an, daß die basophilen Körnchen dort fehlen, wo die lipochromen Körnchen vorkommen. In Übereinstimmung mit Bochenek findet er, daß sie in dem Polkegel aufhören und im Achsencylinder niemals vorkommen.

Die Anordnung der chromatophilen Körnchen ist von Mac Clure als reihenförmig, der Zelloberfläche parallel geschildert worden. Auch die größeren »Spindeln« fand er oft so gelagert, daß sie ihre Längsachse der Zelloberfläche parallel gerichtet hatten. Bochenek hat sich über die Anordnung der chromatophilen Substanz nicht ausgesprochen, doch läßt ihre Bezeichnung als »blocs irréguliers« vermuten, daß er keine Regelmäßigkeit in ihrer Lagerung bemerkt hat. Legendre hat angegeben, daß die chromatophilen Körnchen die Knotenpunkte des spongioplasmatischen Netzes einnehmen. Seine Tafelfiguren 15, 20 und 21 lassen außerdem erkennen, daß er die Körnchen nicht allein in den Netzknoten, sondern auch in den Netzmaschen festgestellt hat, wovon er im Text jedoch nichts erwähnt.

Die Angaben von Smallwood und Rogers über die Nissl-Substanz bei Wirbellosen und besonders bei Mollusken (1908) decken sich in keiner Weise mit denen der übrigen Autoren. Smallwood fand bei *Venus mercenaria*, *Planorbis* und *Limax* im Cytoplasma Vacuolen, die eine farblose Flüssigkeit oder eine feste Substanz enthielten und deutete diese letztere als Nissl-Körper. Bei *Limax* lag sie stets innerhalb der Vacuolen, während sie bei andern Formen auch direkt im Cytoplasma vorkommen konnte. Sie war auch im Leben zu erkennen. — Da die Nissl-Substanz niemals in der lebenden Zelle sichtbar ist und nicht in Vacuolen liegt, so kann man wohl mit LEGENDRE annehmen, daß SMALLWOOD und ROGERS sie mit andern färbbaren Gebilden der Nervenzelle, und zwar jedenfalls mit den noch zu besprechenden lipochromen Körperchen verwechselt haben. Dafür spricht auch, daß die beiden Autoren angeben, die NISSL-Körper würden mit Osmiumsäure geschwärzt, was für ihre Natur als fettartige Substanz spräche, eine Eigenschaft, die den lipochromen Körperchen, doch nicht der NISSL-Substanz zukommt.

ERHARD hat 1912 angegeben, daß er bei den von ihm untersuchten Schnecken *Aplysia* und *Helix* kein Tigroid festzustellen vermochte, dagegen hat er es einwandfrei bei andern Mollusken, so z. B. bei *Anodonta* und *Sepia* nachweisen können.

Meine Untersuchungen haben ergeben, daß die Nervenzellen von *Helix* NISSL-Substanz enthalten. Zum Nachweis derselben habe ich nicht die ursprüngliche NISSLsche Färbung angewandt, sondern eine besonders von HEIDENHAIN zur Darstellung der NISSL-Körper empfohlene Methode, nämlich Färbung mit Toluidinblau nach Konservierung mit Sublimat. Die NISSL-Substanz hebt sich bei dieser Färbung mit großer Schärfe tiefblau von der ungefärbten hellen Zwischensubstanz des Cytoplasmas ab. Nach dieser Methode war das Präparat behandelt, aus dem die Textfig. 39—42 und Fig. 11, Taf. I Schnitte wiedergeben. Auch nach andern Konservierungen und Färbungen war die chromatophile Substanz sichtbar, so nach FLEMMINGscher Lösung. Bei der Doppelfärbung mit Safranin-Lichtgrün hielten die Körnchen während des Differenzierens im Lichtgrün die Safraninfärbung länger fest als das Plasma und nahmen erst allmählich die grüne Plasmafarbe an. Mit Eisenhämatoxylin färbten sie sich dunkel.

Über die Menge der vorhandenen NISSL-Substanz läßt sich nichts Allgemeines sagen. In manchen Präparaten war sie in sehr geringer Menge vorhanden, so daß das Plasma fast homogen erschien; nur um den Kern herum war dann meistens eine etwas dunklere Färbung zu beobachten, die von äußerst fein verteilten gefärbten Körnchen herrührte. Andre Präparate dagegen zeigten eine reichliche Menge von NISSL-Substanz. Einem solchen Präparat sind die Textfig. 39—42 und Fig. 11, Taf. I entnommen. Die kleinen Ganglienzellen fand ich den Angaben von BOCHENEK entsprechend stets völlig frei von chromatophilen Körnchen. In den mittelgroßen und großen Ganglienzellen, hauptsächlich in den Eingeweide- und Pedalganglien waren sie zum Teil in sehr reichlicher Menge vorhanden. Ihre Menge stand im allgemeinen im Verhältnis zur Zellgröße, so daß die größten Zellen auch die meiste chromatophile Substanz aufwiesen. Häufig lag die Nissl-Substanz in der perinucleären Zone am dichtesten und fehlte nahe der Zelloberfläche fast ganz, so daß sich durch die Färbung eine endo- und eine ectoplasmatische Zone im Cytoplasma unterscheiden ließen, die jedoch nicht scharf voneinander abgegrenzt waren. Die Nissl-Substanz ist nicht, wie Bochenek und mit ihm Legendre angegeben haben, auf den Zellkörper beschränkt, sondern sie ist auch oft in der Ansatzstelle und dem Anfangsteil der Achsenfaser zu finden. Hier begleitet sie häufig die lipochromen Körperchen und füllt an manchen Stellen die Zwischenräume zwischen diesen aus, wie Textfig. 42 zeigt.

Die Form der Anordnung der chromatophilen Substanz ist bei *Helix* sehr verschieden. Man findet alle von den früheren Autoren beschriebenen Formen: die feinen Körnchen und Spindeln Mac Clures, die unregelmäßigen Blöcke Bocheneks und die Anlagerung feinster chromatischer Körnchen in den Knotenpunkten und Maschen des spongioplasmatischen Netzes, wie sie Legendre gesehen hat. Von dieser letzteren soll zuerst die Rede sein. Textfig. 39 stellt eine derartige Anordnung der chromatophilen Substanz in einer mittelgroßen Zelle des Pedalganglions dar. In dieser Zelle ist eine Unterscheidung einer ectoplasmatischen von einer endoplasmatischen Zone nicht möglich, da die Nissl-Substanz um den Kern herum kaum dichter liegt als in andern Teilen des Cytoplasmas. Sie besteht aus äußerst feinen Körnchen, die den Wabenwänden der plasmatischen Grundsubstanz eingelagert sind, wodurch die Wabenstruktur des Cytoplasmas außerordentlich deutlich hervortritt (vgl. S. 147). Ganz dieselbe Anordnung der chromatophilen Substanz hat Erhard in den Ganglienzellen des Tintenfisches gesehen; er sagt darüber: »Durch diese Apposition trat das letztere (d. h. das Wabenwerk des Plasmas) so deutlich hervor, daß ich glaube, wer je diese Anordnung gesehen hat, wird nie mehr an der Richtigkeit der Bütschlischen Auffassung von der Wabenstruktur

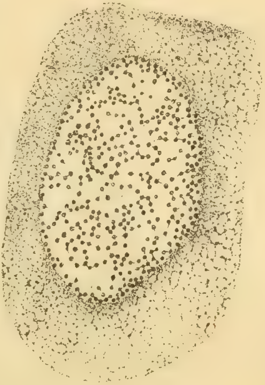


Fig. 39.

Mittelgroße Zelle aus dem Pedalganglion. Reticuläre Anordnung der Nissl-Substanz. 5 μ. Sublimat, Toluidinblau. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984.

des Plasmas zweifeln können.« Eine ähnliche retikuläre Anordnung der chromatophilen Substanz fand nach Legendre auch Cajal in den Ganglienzellen des Flußkrebses vor.

Ebenso wie es Erhard in der Nervenzelle von *Sepia* gesehen hat, waren auch bei *Helix* die feinsten Körnchen den Wabenwänden angelagert, die größeren dagegen saßen in den Knotenpunkten derselben. Bei sehr starker Vergrößerung ließ sich jedoch erkennen, daß die größeren Körnchen in den Knotenpunkten wieder aus einer Gruppe kleinster Körnchen bestanden. — Auf der linken Seite der Zelle Textfig. 39 sind die Waben nicht so deutlich zu erkennen; stellenweise läßt sich ihre Lage nur noch durch die stärker hervortretenden Körnchen in den Knotenpunkten vermuten. Dies hängt damit zusammen, daß die chromatophilen Körnchen hier nicht auf die Wabenwände beschränkt sind, sondern auch in den Waben selbst liegen. Diese Anordnungsverhältnisse stellen einen Übergang dar zu der Form der Anordnung, wie sie Textfig. 40 in der peripheren Zone zeigt. Dort ist die reticuläre Anordnung der Nissl-Substanz völlig verschwunden; vielmehr sind die Körnchen zu kleinen chromatophilen Häufchen ver-

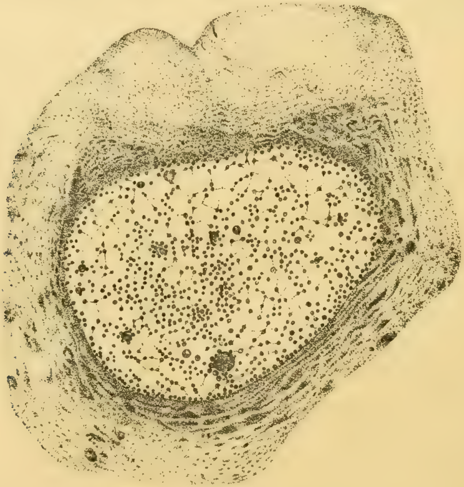


Fig. 40.

Große Zelle des Pedalganglions mit Nissl-Schollen. 5 μ. Sublimat, Toluidinblau. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf $^4/_5$ verkleinert.

einigt. Durch einen Vergleich mit Textfig. 39 kann man sich leicht vorstellen, daß diese Körnchenansammlungen im Centrum der cytoplasmatischen Waben liegen, deren Wände nicht zu erkennen sind; man kann sie sich jedoch leicht um die Körnchenhaufen herum ergänzt denken. Viel stärkere Ansammlungen von Nissl-Substanz zeigt die centrale Zone des Cytoplasmas auf Textfig. 40. Hier bildet sie größere Schollen, die reihenweise angeordnet sind, wie von Mac Clure beschrieben worden ist, und in ihrer Form an die von Mac Clure beschriebenen Spindeln erinnern, deren Längsachse in der Richtung der Zelloberfläche liegt. Jede Spindel nimmt gleichzeitig den Raum mehrerer Cytoplasmawaben ein. — Eine sehr starke Anhäufung von Nissl-Substanz zeigt Textfig. 41, die ein Stück einer Riesenzelle des Pedalganglions darstellt. Es liegen in ihr große Klumpen von Nissl-Substanz über das ganze Cytoplasma verteilt und entsprechen wohl den unregelmäßigen Blöcken, die Bochenek beschrieben hat. Es läßt sich jedoch einige Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung erkennen, indem nämlich

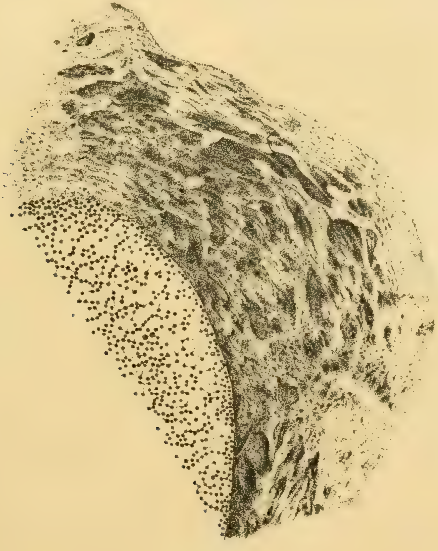


Fig. 41.

Stück einer Riesenzelle des Pedalganglions mit sehr starker Anhäufung von Nissl-Substanz. 5 μ. Sublimat, Toluidinblau. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf $^4/_5$ verkleinert.

meistens die Längsachse der Schollen zur Zelloberfläche parallel liegt.

Textfig. 42 zeigt die Verteilung der Nissl-Substanz in der Achsenfaser einer großen Zelle des Pedalganglions. Sie ist hier an einigen Stellen in sehr fein verteiltem Zustande, an andern in größeren Ansammlungen vorhanden, die in der Richtung der Längsachse der Achsenfaser liegen. Die lipochromen Körnchen scheinen ihre Verteilung nur wenig zu beeinflussen. Die Menge des in der Achsenfaser vorhandenen Tigroids steht im allgemeinen im Verhältnis zur Menge des Tigroids im Zellkörper. In Zellen mit wenig Tigroid ist die Achsenfaser völlig frei davon, in solchen dagegen mit reichlichen Mengen von Tigroid enthält auch die Achsenfaser in ihrem Anfangsteil mehr oder weniger große Mengen davon.

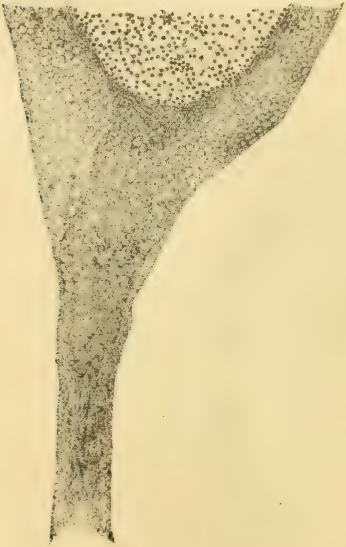


Fig. 42.

Verteilung der Nissl-Substanz und der lipochromen Körnchen (Pigment) im Achsenfaserpol und in der Achsenfaser einer großen Zelle des Pedalganglions. 5 μ. Sublimat, Toluidinblau. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf 4/5 verkleinert.

Die so verschiedenartige Lagerung des Cytochromatins, wie wir sie jetzt bei *Helix* kennen gelernt haben, legt die Vermutung nahe, daß sie keine konstante ist, sondern je nach dem physiologischen Zustande, in dem sich die Zelle befindet, Änderungen unterworfen ist. Daraus würde folgen, daß für die Erklärung der physiologischen Bedeutung des Cytochromatins kein allzu großes Gewicht auf seine Anordnung in der Zelle gelegt werden darf. Darauf hat Heidenhain hingewiesen: »Was die Art der Verteilung der chromatophilen Klumpen und Schollen im Zellleibe anlangt, so besitzt dieser Gegenstand keinerlei allgemeines Interesse; denn das Cytochromatin kommt funktionell nur als organisierter Körper von bestimmter stofflicher Qualität in Betracht, während seine spezielle Anordnung in der Zelle hierbei irrelevant ist.«

Ehe die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Nissl-Substanz erörtert werden kann, muß kurz auf ihre Lagebeziehung zu andern Strukturelementen des Zellkörpers eingegangen werden. Ihre Beziehung zur Grundsubstanz des Cytoplasmas wurde schon dargelegt, und es hat sich ergeben, daß die Anlagerung der chromatophilen Körnchen an die Bälkchen und Knotenpunkte des Plasmas durchaus keine konstante, sondern eher eine zufällige ist und vielleicht im Zusammenhang mit einem physiologischen Prozeß in der Zelle steht. Legendre hat großen Wert auf die reticuläre Anordnung der chromatophilen Substanz gelegt. 1910 tritt er bei Wirbeltieren für ihre Identität mit dem silbergeschwärzten Golgi-Netz ein, das er wieder mit dem spongioplasmatischen Netz des Zellkörpers identifiziert. (Näheres darüber im Abschnitt über den Golgi-Kopschschen Apparat.) Im Gegensatz dazu konnte Marcora 1910 mit Hilfe einer besonderen Methode nachweisen, daß Tigroid und Binnennetz zwei verschiedene Strukturelemente sind und im Zellkörper nebeneinander vorkommen. Die Form, in welcher der Golgi-Kopschsche Apparat bei *Helix* vorkommt und ebenso der Umstand, daß dieser Apparat niemals im Achsencylinder sich findet, während die Nissl-Substanz sich in den Anfangsteil derselben hinein erstrecken kann, schließen eine Identität der beiden Gebilde für *Helix* vollkommen aus. —

Über die Beziehung der Nissl-Substanz zum Neurofibrillennetz der Nervenzelle besteht unter den Autoren völlige Übereinstimmung. Es soll nämlich das Tigroid niemals den Neurofibrillen angelagert sein, sondern immer nur in den interfibrillären Bahnen liegen, so daß, wie Heidenhain sagt, die Anordnung des Cytochromatins und der Fibrillen sich gegenseitig bedinge. Es folgt daraus, daß »bei reichlicher Masse der Elementarkörperchen des Tigroids«, wie Heidenhain hervorhebt, ein »negatives Strukturbild der Fibrillärstruktur« der Nervenzelle zustande kommen kann, indem das Tigroid gezwungen ist, sich in den interfibrillären Bahnen in dichter Weise in Form von Schollen, Spindeln usw. zusammenzuscharen. Eine derartige Anordnung des Tigroids ist häufig in Wirbeltierganglienzellen beobachtet worden. Aus dieser Lagebeziehung des Tigroids zu den Neurofibrillen geht hervor, daß es, falls man die letzteren als die spezifischen Leitungsbahnen der Zelle ansieht, keine direkte Beziehung zur nervösen Leitung hat.

Wichtiger für die Deutung der physiologischen Bedeutung des Cytochromatins ist die Feststellung Helds, daß es chemisch dem Chromatin des Kerns verwandt, also ein Nucleoproteid ist. — Der Lösung der Frage nach der Bedeutung des Tigroids ist man ferner durch experimentelle Versuche, wie Nervendurchschneidung und physiologische Reizung der Nervenzelle nähergekommen, die jedesmal eine mehr oder weniger starke, sich allmählich steigernde Tigrolyse zur Folge hatten. HEIDENHAIN spricht sich über diese Prozesse folgendermaßen aus: »Diese Veränderungen lassen sich kaum anders begrifflich erfassen, als unter dem Bilde des Verbrauchs oder der physiologischen Abnutzung einer speicherungsfähigen Substanz. In der Ruhe häuft sich dieser Stoff im Zellenleibe an, während der Tätigkeit erleidet er eine spezifische Metamorphose, welche eventuell damit in Zusammenhang zu bringen ist, daß durch seine Umsetzung spezifische Kräfte entbunden werden.« Erwähnt sei in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung LEGENDRES, daß bei erstickenden Tieren das Tigroid allmählich abnahm, um im Augenblick des Todes vollständig zu schwinden.

Wenn auch die experimentellen Methoden die Bedeutung des Cytochromatins als chemische Energiequelle sehr nahe gelegt haben, so lassen doch die Lageveränderungen, welche das Cytochromatin während des Zellebens erfährt, vermuten, daß es auch an der spezifischen Funktion der Nervenzelle beteiligt ist.

Das Pigment.

Als Pigment ist in den Ganglienzellen fast aller Tierklassen, bei Wirbellosen sowohl wie bei Wirbeltieren, eine im Cytoplasma liegende farbige Substanz beschrieben worden. Diese ist auch bei den Pulmonaten vorhanden und hat in der Ganglienzelle von *Helix* eine gelbe bis gelblich grüne Farbe. Sie ist im Gegensatz zur NISSL-Substanz, die nur in der fixierten und gefärbten Zelle zu erkennen ist, auch in der lebenden Zelle deutlich sichtbar und hebt sich scharf vom hellen Cytoplasma ab. Dies gilt besonders von den großen Ganglienzellen, in denen sie häufig eine dichte Ansammlung am Achsenfaserpol bildet. Infolgedessen ist das Pigment der Ganglienzelle von *Helix* und andern Pulmonaten schon sehr früh und sehr häufig beschrieben worden. 1870 wird es bereits von SOLBRIG in den unipolaren Zellen der Gasteropoden gesehen; es liegt dort vorwiegend an der Ursprungsstelle des Fortsatzes und erstreckt sich in reihenweiser Gruppierung auch in den Fortsatz hinein. SCHULTZE bestätigt 1879 die Angaben SOLBRIGS und findet das Pigment auch in bipolaren und multipolaren Zellen. Er beobachtet eine Schwärzung der Pigmentkörnchen durch Osmiumsäure. 1883 wird es von BÖHMIG bei *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis* kurz erwähnt und in demselben Jahre auch von VIGNAL. NABIAS erwähnt es ebenfalls nur kurz. MAC CLURE beschreibt es 1898 im Anschluß an die chromatophilen Spindeln. Er findet es in Form von runden, homogenen Körnchen an der Basis der Achsenfaser, von wo es sich sowohl in die Achsenfaser hinein, als auch innerhalb des Zellkörpers um den Kern herum erstrecken kann. BOCHENEKS Angaben über das Pigment (1901) sind etwas ausführlicher. Er findet es auf die großen und Riesenzellen (Typus C und D) der Ganglien beschränkt. In diesen liegt es in der Nähe des Polkegels und zieht oft in der Achsenfaser in Form von Körnchenreihen entlang. Über das Verhalten der Pigmentkörnchen gegenüber Reagentien und Farbstoffen bemerkt BOCHENEK, daß sie sich bei Anwendung der APATHY-Methode dunkelrot färben, und daß sie bei Färbung mit Eisenhämatoxylin einen dunklen Ton annehmen und oft einen kleinen schwarzen Punkt im Centrum erkennen lassen.

Eine sehr eingehende Schilderung des Pigments macht LEGENDRE 1905 und 1909. Da ich mich seiner Beschreibung in den meisten Punkten anschließen kann, so möchte ich sie etwas ausführlicher besprechen. LEGENDRE bezeichnet das Pigment als »granulations lipochromes«. Es besteht nach ihm aus homogenen, lichtbrechenden Körnchen von verschiedener Größe, die eine gelblich-grüne Farbe haben und infolgedessen in der lebenden Zelle zu erkennen sind. Zwei Reaktionen, nämlich ihre Schwärzung durch Einwirkung von Osmiumsäure und ihre Rotfärbung durch Anwendung von Sudan III lassen vermuten, daß sie aus einer fettähnlichen Substanz bestehen. Darauf deutet auch der Umstand hin, daß sie sich in Fettlösungsmitteln wie Xylol und Chloroform mehr oder weniger vollständig auflösen. Sie sind direkt vom Cytoplasma umgeben. Am häufigsten findet man sie an der Ursprungsstelle der Achsenfaser, wo sie in großen Zellen oft einen dichten Haufen bilden; doch erstrecken sie sich auch in den übrigen Zellkörper und in die Achsenfaser hinein. Im Zellkörper liegen sie in der peripheren Zone des Cytoplasmas konzentrisch um den Kern herum und bilden so in ihrer Gesamtheit einen Ring oder eine Hohlkugel. An der Seite des Zellkörpers, die dem Polkegel gegenüberliegt, sind sie stets am wenigsten dicht. Dort, wo die Pigmentkörnchen dichte Haufen bilden, fehlt die chromatophile Substanz, und dort zeigt das Fibrillennetz stark erweiterte Maschen. Es läßt sich ein Unterschied im Pigmentreichtum bei Zellen verschiedener Größe feststellen: Die kleinen Ganglienzellen sind am ärmsten an Pigmentkörnchen; sie enthalten entweder nur ein einziges, das an der Wurzel der Achsenfaser liegt, oder außerdem noch zwei oder drei im übrigen Cytoplasma. In den mittelgroßen Zellen sind die Pigmentkörner zahlreicher, doch liegen sie meist isoliert; in den großen Zellen bilden sie oft die oben beschriebenen dichten Pigmenthaufen.

SMALLWOOD und ROGERS beschreiben 1908 und 1910 Pigment in den Ganglienzellen von *Planorbis*, von verschiedenen auf Bermuda lebenden Mollusken und von *Limax*. Sehr häufig sahen sie es nicht direkt im Cytoplasma, sondern in Vacuolen liegen. Die Angaben der beiden Autoren über das chemische Verhalten der Pigmentkörner stimmen im wesentlichen mit den Angaben LEGENDRES überein. Sudan III färbte die Körnchen nur vorübergehend orangerot, Äther löste sie auf. Ausführlich berichten die beiden Autoren über Veränderungen, welche das Pigment in verschiedenen physiologischen Zuständen der Tiere erfuhr, doch soll davon erst weiter unten die Rede sein.

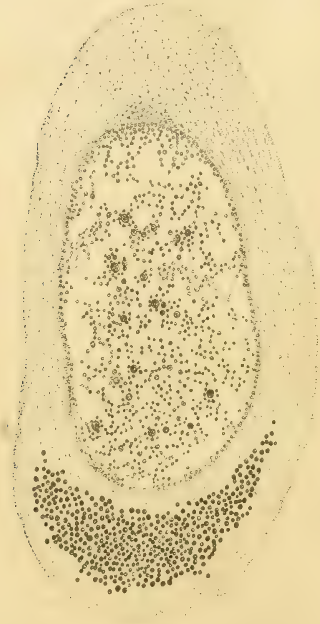


Fig. 43.

Große Zelle aus den Eingeweideganglien mit starker Anhäufung von Pigment am Achsenfaserpol. 5 μ. Sublimat, Safranin-Lichtgrün. Oc. I. ZEISS hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 714. Auf $^4/_5$ verkleinert.

ERHARD bespricht 1912 im Zusammenhang mit Angaben über das Vorkommen von Pigment in den Nervenzellen im allgemeinen auch das der Gasteropoden. Er selbst hat es nur selten bei *Helix* als mit Osmium sich schwärzende Granulationen gefunden, niemals fand er es in nicht osmierten, z. B. mit CARNOYscher Lösung fixierten Präparaten. In den osmierten Schnitten lag es in der Glia, und zwar namentlich in deren Hohlräumen und in den Zellen nebeneinander. — Es soll an dieser Stelle auch gleich erwähnt werden, daß ERHARD im Pedalganglion von *Anodonta* im Cytoplasma der Ganglienzellen und in ihrer Achsenfaser gelbliche Körner fand, die stets fast gleich groß waren und sich mit Osmium nicht oder kaum schwärzten, sondern meistens gleichmäßig gelb blieben.

Was meine Befunde über das Pigment in der Ganglienzelle von

Helix betrifft, so habe ich den Angaben LEGENDREs nicht viel hinzuzufügen. Textfig. 43 und Taf. I, Fig. 10 zeigen eine dichte Ansammlung von Pigmentkörnchen im Achsenfaserpol einer großen Zelle der Eingeweideganglien. Das Präparat war mit Sublimat fixiert und mit Safranin-Lichtgrün gefärbt. Die Körnchen hatten eine olivengrüne Farbe angenommen, wie es Fig. 10, Taf. I zeigt. Der Pigmenthaufen ist aus kleinen runden, homogenen Körnchen zusammengesetzt, die alle von annähernd gleicher Größe sind und direkt im Cytoplasma liegen. Sie sind in der Form eines Halbmondes angeordnet, der seine concave Seite dem Kern zuwendet. Man kann sich danach leicht vorstellen, daß der Pigmenthaufen in seiner Gesamtheit ein Stück einer Hohlkugel bildet. Außer dieser dichten Körnchenansammlung am Achsenfaserpol der Zelle finden wir kein einziges Pigmentkörnchen mehr im übrigen Cytoplasma. Dagegen ist das ganze übrige Cytoplasma von NISSL-Schollen erfüllt. Es tritt an dieser Zelle und besonders auch an der gleich zu besprechenden Zelle Textfig. 42 der Unterschied zwischen diesen beiden verschiedenen Plasmaeinschlüssen klar hervor. Es handelt sich bei dem Pigment um Kügelchen einer homogenen, von Natur gefärbten Substanz, die zu einem Haufen vereinigt auf eine bestimmte Stelle des Zellkörpers beschränkt sind, während die NISSL-Substanz über den ganzen Zellkörper verteilt liegt. Im Gegensatz zu den Pigmentkügelchen bestehen die einzelnen NISSL-Schollen nicht aus einer homogenen Masse, sondern sind ein Aggregat feinster Körnchen. Sie besitzen keine Eigenfarbe, treten daher erst in der fixierten und gefärbten Zelle hervor. Ähnliche Verhältnisse wie Textfig. 43 zeigen viele große Zellen.

Textfig. 42 und die entsprechende Fig. 11, Taf. I zeigen eine andre Anordnung der Pigmentkörnchen in der Gegend des Achsenfaseransatzes ebenfalls in einer großen Zelle der Eingeweideganglien. (Das Präparat war mit Sublimat fixiert und zur Darstellung der NISSL-Substanz mit Toluidinblau gefärbt. Die Pigmentkörnchen hatten auf die Farbe nicht reagiert und erschienen deshalb in ihrer natürlichen gelben Farbe, wie es Taf. I, Fig. 11 zeigt.) In dieser Zelle liegen die Körnchen weniger dicht als in der Zelle Textfig. 43 und lassen daher an manchen Stellen zwischen sich Platz für die NISSL-Substanz frei. Sie sind wie auf Textfig. 43 homogen und kugelrund, doch nicht alle von gleicher Größe. Es fällt außerdem im Gegensatz zu Textfig. 43 auf, daß die Körnchen nicht wie dort direkt vom Cytoplasma umgeben sind, sondern einen hellen Hof um sich herum frei lassen, also in einer Vacuole liegen. Es erinnert dieses Verhalten an die Beschreibung, die Smallwood und Rogers von den Pigmentkörnern bei *Planorbis* und *Limax* gegeben haben und an eine Beschreibung von Merton bei *Tethys leporina*. Merton sah in Sublimatpräparaten, daß die »Fettkugeln« der Ganglienzellen in Vacuolen lagen, die sie meist nicht ganz ausfüllten, so daß sie von einem feinen hellen Saum umgeben waren. Oft waren Vacuolen vorhanden, die bis auf Spuren leer waren, und Merton erklärte sich diese Erscheinung so, daß das Fett aus diesen Präparaten ausgetreten oder durch die angewandten Reagentien herausgelöst worden war. Da ich nur bei einzelnen Sublimatpräparaten, niemals bei Konservierung mit Flemmingscher Lösung den hellen Hof um die Pigmentkörnchen herum gesehen habe, so möchte ich annehmen, daß er ein Kunstprodukt darstellt. Auf Textfig. 42 und Fig. 11, Taf. I erstrecken sich die Körnchen vom Achsenfaserpol der Zelle aus noch eine kurze Strecke in die Achsenfaser hinein. Textfig. 49 zeigt eine reihenförmige, perlschnurartige Anordnung von Pigmentkörnchen in der Achsenfaser einer mittelgroßen Zelle; im Zellkörper ist dagegen kein einziges Pigmentkörnchen vorhanden. Solche Anordnung kommt auch in großen Ganglienzellen vor. Im allgemeinen gilt jedoch für die Verteilung der Pigmentkörnchen in den großen Zellen die Angabe Legendres, daß sie an der Ansatzstelle der Achsenfaser gewöhnlich in dichten Anhäufungen liegen, wie wir es auf Textfig. 43 gesehen haben, und daß von dort aus Züge von Körnchen in die Achsenfaser und in den Zellkörper hinein ausstrahlen. In letzterem liegen sie gewöhnlich mehr vereinzelt, nur selten in dichten Gruppen zusammen. Die mittelgroßen Zellen sind, wie auch von Legendre festgestellt wurde, charakterisiert durch eine verhältnismäßig viel geringere Menge von Pigmentkörnchen, die meistens isoliert liegen. Die Menge und Anordnung des Pigments in den kleinsten Ganglienzellen, den chromatischen Zellen des Protocerebrums wird aus Textfig. 48 klar. Wir finden in diesen Zellen Pigmentkörnchen von verschiedener Größe, bald nur ein einziges, bald zwei oder mehrere. An manchen Stellen des protocerebralen Zellenlagers kommen auch kleine Gruppen von Pigmentkörnchen vor.

In den großen Ganglienzellen war das Pigment zuweilen von zweierlei Art. Die Körnchen, die vereinzelt im Zellkörper konzentrisch um den Kern herum lagen, hatten das oben beschriebene Aussehen: sie waren verhältnismäßig groß, fast alle von nahezu gleicher Größe, von runder Form und zeigten glatte Konturen. Auf Osmiumsäure reagierten sie meistens stark, so daß sie sich schon in Flemmingscher Lösung schwärzten. Die Körnchen dagegen, welche die Pigmenthaufen im Achsenfaserpol der Zelle bildeten, hatten ein andres Aussehen.

Nicht nur waren sie bedeutend kleiner als die isoliert liegenden Körnchen, sondern sie waren auch von unregelmäßiger Form, da ihre Oberfläche uneben war. Auch in ihrem Verhalten gegenüber Osmiumsäure unterschieden sie sich von den größeren Körnchen. Sie nahmen nämlich bei Konservierung mit Flemmingscher Lösung meist nur eine etwas dunklere Tönung an, so daß sie in mit Safranin-Lichtgrün gefärbten Präparaten eine dunkel-grünliche bis bräunliche Färbung zeigten. Selbst bei längerer Einwirkung von Osmiumsäure, z. B. in Präparaten, die nach der Methode von Kopsch behandelt worden waren, hatten sie sich oft nicht geschwärzt. Diese kleineren Körnchen bestehen also offenbar aus einer andern Substanz als die größeren Pigmentkörnchen. Auf das ungleiche Reduktionsvermögen der Pigmentkörnchen gegenüber Osmiumsäure hat auch Legendre schon hingewiesen. Im übrigen entspricht das chemische Verhalten des Pigments dem von Legendre angegebenen. Eine Rotfärbung der Körnchen mit Sudan III habe ich allerdings nicht erreichen können, doch ist dies vielleicht der vorherigen Behandlung der Präparate mit Xylol, also mit einem Fettlösungsmittel zuzuschreiben. Es seien noch folgende Farbreaktionen des Pigments angeführt: mit Lichtgrün färbte es sich grün, mit Ehrlichs Dreifarblösung orangerot; Toluidinblau und Methylenblau ließen es ungefärbt.

Der Pigmentreichtum bei erwachsenen Schnecken ist so verschieden, daß sich nichts Allgemeines darüber sagen läßt. So findet es sich bei manchen Schnecken in sehr reichlicher Menge, während andre, die anscheinend unter ganz gleichen Bedingungen gelebt haben, nur geringe Spuren von Pigment aufweisen. Im Gegensatz dazu habe ich bei sämtlichen jungen Schnecken, die ich untersucht habe, entweder gar kein Pigment oder nur sehr wenig gefunden.

Die große Inkonstanz in der vorhandenen Menge von Pigment bei der erwachsenen Schnecke macht es meiner Ansicht nach außerordentlich schwierig, wenn nicht überhaupt unmöglich, zu sicheren Ergebnissen über Veränderungen der Pigmentmenge in verschiedenen physiologischen Zuständen der Tiere zu kommen. Solche Versuche sind auch an *Helix* vielfach gemacht worden; so z. B. hat man festzustellen versucht, ob das Pigment während des Winterschlafs Veränderungen unterliegt. Diese Untersuchungen haben denn auch zu direkt entgegengesetzten Resultaten geführt. Während Bochenek und Legendre nämlich die Beobachtung machten, daß das Pigment während des Winterschlafs etwas reichlicher geworden wäre, stellten Smallwood und Rogers eine allmähliche Abnahme desselben während des Winters fest, und Moglia (zit. nach Legendre) beobachtete, daß es am Ende der Winterruhe, wenn die Tiere aus dem Zustande der Ruhe in den der Bewegung übergingen, plötzlich stark zunahm.

Entsprechend den verschiedenen Ergebnissen, zu denen die Untersuchungen über die Veränderungen in der Pigmentmenge geführt haben, sind auch die Ansichten über die physiologische Bedeutung des Pigments der Ganglienzelle verschieden. Nabias hält es für ein normales Produkt des Stoffwechsels. Legendre ist der Ansicht, daß es ein Endprodukt des Stoffwechsels sei, und hält es für möglich, daß geringe Mengen von Pigment, die während der Winterruhe in der Zelle niedergelegt worden sind, während des Sommers wieder resorbiert werden. Eine reichliche Produktion von Pigment hält er für ein Zeichen eines pathologischen Zustandes. Moglia stellte die Hypothese auf, daß das Pigment der Gasteropodenganglienzelle respiratorische Funktion habe und gründete diese hauptsächlich auf die Beobachtung, daß das Pigment im Sauerstoffstrom abnahm, im Kohlensäurestrom dagegen sich vermehrte. Gegen diese Befunde wendet sich 1913 Legendre, der die Versuche Moglias nachgeprüft hat, doch nicht zu den gleichen Ergebnissen gekommen ist. Smallwood und Rogers sehen das Pigment als einen Reservestoff an. Sie machten nämlich die Beobachtung, daß bei Schnecken, welche sie längere Zeit hungern ließen, die Pigmentkörnchen allmählich verschwanden und an ihre Stelle im Plasma Vacuolen traten. Bei einer *Limax*, die dem Hungertode nahe war, war das Cytoplasma völlig frei von Pigment.

Es stehen sich also in der Frage nach der Bedeutung des Ganglienzellpigments der Gasteropoden sehr verschiedene Theorien gegenüber, ebenso wie es für das Ganglienzellpigment bei den Wirbeltieren und beim Menschen der Fall ist. Von diesen Theorien hat für *Helix* meines Erachtens die von Legendre die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Für sie spricht besonders, daß den jungen Schnecken das Pigment vollständig oder fast vollständig fehlt, und die sehr verschiedene Menge, in der es sich bei den erwachsenen Schnecken findet, steht vielleicht mit dem Alter des betreffenden Tieres in Zusammenhang. Ich möchte daher mit Legendre das Pigment von *Helix* als ein Abfallprodukt des Stoffwechsels betrachten und seine massenhafte Produktion für eine Degenerationserscheinung halten.

Es sei noch im Anschluß an den obenerwähnten Befund Erhards in den Pedalganglienzellen von *Anodonta* erwähnt, daß ich in einem Präparat von *Helix*, das nach der Methode von Meves-Benda fixiert und gefärbt worden war, ganz ähnliche braune Kügelchen gefunden habe, wie Erhard sie bei *Anodonta* angegeben hat. Sie lagen jedoch nicht in der Zelle selbst, sondern außerhalb derselben zwischen den Fasern der Neuroglia. Sie waren rund, homogen und von brauner Farbe und schienen in keiner Weise durch die Osmiumsäure oder durch die andern verwendeten Reagentien verändert zu sein. Über ihre Natur und Bedeutung bin ich vollkommen im unklaren geblieben.

Die Neurofibrillen.

Lange bevor elektive Methoden für die Darstellung der Neurofibrillen gebraucht wurden, ist schon bei den Gasteropoden die fibrilläre Struktur des Cytoplasmas der Ganglienzellen erkannt worden. So beobachtete 1879 H. Schultze an ganz frischen, im Blute oder der Leibeshöhlenflüssigkeit zerzupften Ganglienzellen sowie an Schnitten durch frisch gefrorene Objekte eine konzentrische Streifung der Zelle. Er sah an der Abgangsstelle des Zellfortsatzes die Fibrillen in diesen übergehen und konnte häufig im Zellfortsatz selbst eine fibrilläre Längsstreifung erkennen. Die Zwischenräume der Fibrillen wurden durch helle Streifen gebildet. Nabias beschrieb 1894 in der Ganglienzelle von Pulmonaten Fibrillen, die nach der Ansatzstelle der Achsenfaser hin zusammenliefen und in die Fibrillen der Achsenfaser übergingen. 1895 machte Pflücke genauere Angaben über den Verlauf der Fibrillen in der Ganglienzelle und deren Fortsatz bei Wirbellosen. Die Beobachtung der Fibrillen, die er als Verbindungsfäden der von ihm beschriebenen chromatophilen Spindeln auffaßte, stieß bei den Gasteropoden (*Helix*- und *Arion*-Arten) allerdings auf große Schwierigkeiten wegen der geringen Größe der Knötchen und der äußerst feinen Verteilung derselben innerhalb der Plasmafibrillen, doch glaubte er trotzdem zuweilen an Stellen, wo die Körnchen weniger dicht lagen, eine knotig-fädige Beschaffenheit des färbbaren Teils des Plasmas zu sehen. Die Betrachtung von frischen Objekten überzeugte ihn völlig von der fibrillären Plasmastruktur bei Schnecken. »Auch der vorurteilsfreie Beobachter muß hier eine feinstreifig-körnige Beschaffenheit der Zellsubstanz zugestehen.« Überraschende Ergebnisse aber, die uns fast anmuten, als wären sie mit den modernen Mitteln der Nerventechnik erzielt worden, ergaben Pflückes Untersuchungen an der Nervenzelle von *Astacus fluviatilis*, die er mit einer wässerigen Methylenblaulösung färbte. Pflücke erkannte, daß im Zellfortsatz die Fibrillen isoliert verlaufen, daß sie aber, sobald sie in die Zellsubstanz vorgedrungen sind, ihre bisher eingehaltene längsparallele Richtung aufgeben und nach verschiedenen Seiten auseinander weichen, »dabei sich in mannigfacher Weise durchflechtend und überkreuzend«. Im ectoplasmatischen Teil des Zellkörpers sah er isoliert verlaufende Fibrillen, im centralen Teile dagegen bemerkte er Anastomosen zwischen den Verdickungen, so daß ein Netzwerk entstand, »in welchem die Körperchen gleichsam als verdickte Knotenpunkte erscheinen«.

Mac Clure hat 1898 den Verlauf der Fibrillen bei *Helix* und *Arion* näher verfolgt. Er bemerkte, daß sie im Achsencylinderfortsatz parallel verlaufen und häufig zu wellenförmigen Bündeln vereinigt sind. Nach ihrem Eintritt in den Zellkörper sollen sie anfangs noch wie im Achsencylinder frei von Körnchen sein und eine halbmondförmige Zone, den Ursprungshügel des Achsencylinders bilden.

Ihre Anordnung im Zellkörper war konzentrisch zur Kern- und Zelloberfläche. Meistens verliefen sie in Wellenlinien von verschiedener Länge, oft schienen sie sich auch zu überspringen und ineinander zu laufen, doch war niemals eine Spur eines Netzwerks zu sehen.

Die Angaben Mac Clures sind die eingehendsten, die über die fibrilläre Struktur der Gasteropodenganglienzelle gemacht worden sind, bevor man zu den elektiven Imprägnationsmethoden zur Darstellung der Neurofibrillen überging. Erst die Anwendung dieser Methoden hat den Fibrillenverlauf mit Sicherheit erkennen lassen.

1901 gelang es Bochenek bei *Helix* mit der Nachvergoldungsmethode von Apathy im Innern des Cytoplasmas jeder Nervenzelle ein Fibrillennetz nachzuweisen. Er beschreibt den Verlauf der Fibrillen für die fünf verschiedenen Zelltypen, in die er die Nervenzellen von *Helix* einteilt. Je nach dem Umfang der Protoplasmamasse der einzelnen Zelltypen ist die Ausgestaltung des Fibrillennetzes verschieden: am einfachsten ist es in den kleinen Zellen, komplizierter schon in den mittelgroßen und erreicht seine größte Ausdehnung und reichste Ausgestaltung in den großen und Riesenzellen. Die Beschreibung, die Bochenek für die einzelnen Zelltypen gibt, soll hier noch nicht besprochen werden, weil später noch darauf zurückzukommen ist. Bei sämtlichen Zellen geht nach Bochenek das Netz des Zellkörpers allmählich in die parallel verlaufenden Fibrillen der Achsenfaser über, an der Peripherie der Ansatzstelle der Achsenfaser meist früher als im Centrum derselben, so daß das Innere der Achsenfaser oft noch netzartig ist, wenn die Peripherie schon längsverlaufende Fibrillen zeigt.

Legendre versuchte 1906 vergeblich mit der Apathyschen Vergoldungsmethode die Neurofibrillen bei den Pulmonaten zu imprägnieren. Es gelang ihm jedoch mit der Methode von Bielschowski, die er allerdings zu dem Zweck etwas modifizieren mußte (siehe unter Technisches). In gut imprägnierten Zellen trat scharf ein Netz mit unregelmäßigen Maschen hervor, das dem spongioplasmatischen Netz, welches die Zellen nach Formolkonservierung zeigten, ähnlich war. Die centralen Maschen waren klein und lagen konzentrisch um den Kern herum, nach der Peripherie hin wurden die Maschen größer und unregelmäßiger und zeigten keine konzentrische Anordnung mehr. Die Anordnung der Netzmaschen und Fibrillen, die Legendre an der Ansatzstelle der Achsenfaser beobachtete, entspricht völlig den Angaben Bocheneks darüber. Häufig erschien die Achsenfaser als ein einziges schwarzes Fibrillenbündel, das direkt aus der perinucleären Zone der Zelle hervorging. In den kleinsten Zellen gelang Legendre die Beobachtung der Fibrillen nicht. Die physiologischen Veränderungen des neurofibrillären Netzes erkannte Legendre als gering. Die Netzmaschen erschienen ihm im Sommer etwas größer als während des Winterschlafs. Bei erstickenden Tieren erweiterten sich die Maschen noch mehr und nahmen an der Zellperipherie oft enorme Dimensionen an. Legendre betont die Ähnlichkeit des Neurofibrillennetzes mit dem Spongioplasmanetz der Zelle und neigt dazu, beide für einander identisch zu halten.

Merton beschreibt 1907 bei *Tethys leporina* im Zellkörper der Ganglienzelle ein intracelluläres Netz; der Achsencylinder sei von hyalinem Aussehen, doch lasse sich in ihm bei stärkerer Vergrößerung eine feine Längsstreifung erkennen, die auf der Anordnung seines Inhalts in längsgestreckten Wabenreihen beruhe, wobei vielleicht in den Längskanten der Waben noch Fibrillen verlaufen;

diese hat Merton jedoch mit keiner der angewandten Methoden nachweisen können.

Gariaeff findet 1909 im Subösophagealganglion von *Octopus vulgaris* sowohl im Zellkörper als auch im Fortsatz der Nervenzelle Fibrillen. Alle angewandten Methoden gaben ihm positive Resultate. Sie zeigten im Innern der Ganglienzelle anastomosierende Nervenfibrillen und im Fortsatz parallel verlaufende Fibrillen ohne Anastomosen. Außer diesem »endocellulären Netz« beschreibt Gariaeff noch ein zweites Neurofibrillennetz, das die Ganglienzelle von außen umgibt und von ihm als pericelluläres Fibrillennetz angesehen wird. Gariaeff glaubt, daß die Bedeutung dieses zweiten Netzes darin liege, daß es die Fläche des Kontaktes zwischen den einzelnen Neuronen, der sonst ausschließlich im Gebiete der Punktsubstanz vor sich gehen könnte, vergrößere.

Weigl gibt 1910 eine Beschreibung des Fibrillennetzes in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Er machte dieselbe Beobachtung wie Bochenek an der *Helix*-Ganglienzelle, daß nämlich der Charakter des Fibrillennetzes mit der Größe der Ganglienzelle, d. h. mit dem Umfang ihrer Cytoplasmamasse sich ändert. Die großen Zellen zeigten durchweg ein über die ganze Zelle ausgebreitetes Fibrillennetz, während in kleineren Zellen oft entweder die periphere oder die centrale Zone des Cytoplasmas von Fibrillen frei blieb. In der Regel gestaltete sich die Ausbildung des Netzes um so einfacher, je kleiner die Zelle war und beschränkte sich in den kleinsten Ganglienzellen meist auf einen einzigen dicken Faden, der den Kern umschlang.

Meine Untersuchungen über das Fibrillennetz in der Ganglienzelle von *Helix* wurden mit der Methode von Bielschowski gemacht. Die Imprägnation der Fibrillen gelang erst, nachdem ich die Konzentration der Silbernitratlösung in der von Legendre angegebenen Weise verstärkt und ihre Einwirkungsdauer verlängert hatte (s. unter Technisches). Es war zwar niemals eine Imprägnation in sämtlichen Zellen eines Präparats zu erreichen, doch zeigten die Zellen, bei denen die Imprägnation gelungen war, die fibrilläre Struktur deutlich sowohl im Zellkörper wie auch in der Achsenfaser, wenn auch die Fibrillenfärbung in der Achsenfaser gewöhnlich etwas schwächer war als im Zellkörper. Es ergab sich im allgemeinen dieselbe Fibrillenanordnung, wie sie von Legendre und von Bochenek für die *Helix*-Ganglienzelle beschrieben worden ist: ein Fibrillennetz, das sich in den meisten Zellen über den ganzen Zellkörper erstreckt und in der Gegend des Polkegels allmählich in die längsverlaufenden parallelen, nicht anastomosierenden Fibrillen der Achsenfaser übergeht. Bei einigen Zellen blieb der periphere Teil, zuweilen auch die Zone unmittelbar um den Kern herum von Fibrillen frei.

Wie es schon Bochenek für die Ganglienzelle von *Helix* und Weigl für die der Cephalopoden feststellten, ist der Bau des Neurofibrillennetzes je nach der Größe der Zelle einfacher oder vielgestaltiger. Betrachten wir zuerst die kleinsten Ganglienzellen, die chromatischen

Zellen des Protocerebrums. Wenn es schon nach Gebrauch der besten Plasmafixierungsmittel schwierig ist, den histologischen Bau des Plasmasaumes dieser kleinsten Ganglienzellen zu untersuchen, so ist es nach Anwendung der Fibrillenfärbemethode von Bielschowski, der Formolkonservierung vorhergeht, unmöglich. Man sieht nichts als einen Kern, der eine tiefschwarze, scharfe Kontur hat, eine schärfere, als in gut konservierten Präparaten. Bochenek will in den kleinen Ganglienzellen ein Netz aus äußerst zarten, kurzen Fibrillen gesehen haben, die nahe der Zelloberfläche lagen und mit andern Fibrillen zu dreien oder vieren in Knotenpunkten sich vereinigten. Das centrale Cytoplasma dagegen erkannte er als homogen. Im Polkegel sah er die Maschen vier- oder fünfeckig werden und sich immer mehr in die Länge strecken. Nur wenige Fibrillen traten in die Achsenfaser ein und verliefen in ihr parallel ohne Anastomosen. Die Beschreibung, die Weigl für die Fibrillen der kleinsten Ganglienzellen der Cephalopoden gibt, wurde schon kurz angedeutet. Er sah in ihnen nichts als einen ver-

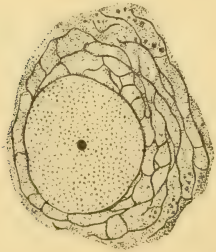


Fig. 44.

Neurofibrillennetz in einer kleinen Zelle der Eingeweideganglien. 3 μ. Imprägnationsmethode von Bielschowski. Comp.-Oc. 8. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1290.

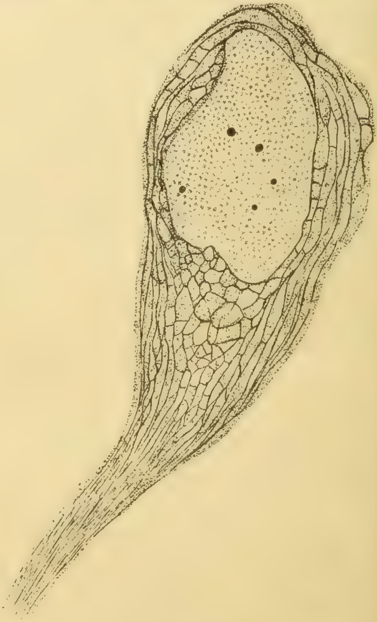


Fig. 45.

Mittelgroße Zelle der Eingeweideganglien. Übergang der netzförmigen Anordnung der Neurofibrillen im Zellkörper in die längsstreifige der Achsenfaser. 3 μ. Imprägnationsmethode von Bielschowski. Comp.-Oc. 8. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1290.

hältnismäßig dicken Faden, der um den Kern herum lag, in irgend einem Teile der Zelle eine Schlinge bildete oder sich zu einem Kreise schloß und von dort noch ab und zu feinere Fäden entsandte. Eine ganz ähnliche Fibrillenanordnung nahmen Bialkowska und Kulikowska 1912 in den Nervenzellen verschiedener Insekten wahr. Eine derartige vereinfachte Anordnung der Fibrillen halte ich auch für die kleinsten Ganglienzellen der Schnecke für wahrscheinlich; denn wie soll ein so kompliziertes Netz, wie es Bochenek beschrieben hat, in dem schmalen Plasmasaum dieser kleinen Zellen Platz finden? Es bezieht sich Bocheneks Beschreibung jedenfalls auf die größeren unter den kleinen Zellen, deren Plasmasaum breiter ist; dies darf deshalb angenommen werden, als Bochenek die Einteilung der Zellen nach der Größe des Kernes vornimmt, die Gesamtgröße der Zelle jedoch unberücksichtigt läßt. In den kleinsten Zellen, in denen ich Fibrillen erkennen konnte, verliefen diese konzentrisch um den Kern herum und ließen die oberflächliche Zone und die Zone unmittelbar am Kern frei. Sie hatten einen leicht geschlängelten Verlauf, und es waren nur wenig Anastomosen zwischen ihnen zu sehen. Eine kleine Zelle mit breiterem Cytoplasmasaum stellt Textfig. 44 dar. Wir sehen ihr ganzes Plasma bis auf die äußerste Schicht von feinen Fibrillen durchsetzt, die besonders im centralen Teil durch zahlreiche Anastomosen miteinander verbunden sind, so daß ein lockeres Netz entsteht, das den Kern umschließt. Die centralen Netzmaschen sind kleiner und regelmäßiger als die peripheren.

In dem Maße, wie der Zellumfang und damit die Breite des Cytoplasmasaumes zunimmt, wächst auch die Anzahl der Fibrillen. In den mittelgroßen Zellen liegen, wie auch Bochenek beobachtete, die Fibrillen meist etwas dichter und haben zahlreichere Querverbindungen, besonders wieder im perinucleären Teil des Zellkörpers. Es kommt auf die Weise ein Netz mit engeren Maschen zustande, die um den Kern herum kleiner sind und peripherwärts größer werden. Nahe der Zelloberfläche sind häufig isoliert verlaufende Fibrillen vorhanden. Textfig. 45 zeigt eine mittelgroße Zelle mit Fortsatz. Wir sehen das Cytoplasma von Fibrillen erfüllt, deren Hauptrichtung eine zur Kern- und Zelloberfläche parallele ist. Im oberflächlichen Teil bemerken wir nur wenig Querverbindungen zwischen ihnen, so daß stark in die Länge gezogene Maschen zustande kommen. Der Achsenfaserpol der Zelle zeigt uns denselben Bau des Fibrillennetzes, wie ihn Bochenek für die großen Zellen und wie ihn Legendre beschrieben hat. Die Maschen im Innern des Polkegels haben im Querschnitt eine polygonale Gestalt, meist sind sie vier- bis sechseckig. In der Nähe der Achsenfaser strecken sie sich in die Länge und gehen so allmählich in die parallel verlaufenden Fibrillen der Achsenfaser über, indem die Querverbindungen zwischen ihnen schließlich ganz wegfallen. Diese innere Zone von polygonalen Netzmaschen wird peripherwärts von längsverlaufenden Fibrillen umschlossen, die nach der Achsenfaser hin konvergieren. Die Querverbindungen zwischen diesen Fibrillen sind selten und hören schon vollständig auf, wenn die centrale Zone noch Netzcharakter zeigt. Ganz dasselbe hat Bochenek für die großen Zellen geschildert. Es stimmen diese Beobachtungen auch mit denen von Weigl bei den Cephalopoden überein.

Die großen Zellen und die Riesenzellen haben ein noch dichteres Netz als die mittelgroßen; ihre Fibrillen sind dementsprechend feiner und die Netzmaschen enger.

Legendre machte auf die Ähnlichkeit aufmerksam, die zwischen dem Neurofibrillennetz und dem spongioplasmatischen Netz des Cytoplasmas vorhanden ist und meinte, daß es sich vielleicht in beiden um identische Bildungen handeln könnte. Ein Vergleich der Textfig. 44 und 45 mit den Textfig. 34—38 läßt uns diese Ähnlichkeit zwar auch erkennen, zeigt aber zugleich, daß beide Strukturformen nicht identisch sein können. Dies geht besonders deutlich aus dem Bau der Achsenfaser hervor, in welcher das Plasma eine wabige Struktur hat, während die Neurofibrillen hier ohne Querverbindungen parallel verlaufen.

Abgesehen von diesen morphologischen Unterschieden läßt die Art der Entstehung des Neurofibrillennetzes eine Identität desselben mit den Plasmawaben als ausgeschlossen erscheinen. Nach den Untersuchungen Helds, Cajals u. a. an Wirbeltieren bilden sich die Neurofibrillen in den Neuroblasten. Sie treten dort schon in einer sehr frühen Periode auf, zur Zeit, wenn der Neuroblast noch keinen Fortsatz hat. Zunächst entsteht in der Nähe des Kernes an der Seite des Neuroblasten, wo sich später der Fortsatz bildet, ein kleines Neurofibrillennetz, welches sich von dort aus in den auswachsenden Fortsatz erstreckt und allmählich auch um den Kern herum im übrigen Cytoplasma sich ausbreitet. Einerlei wie frühzeitig das Neurofibrillennetz im Neuroblasten auftritt, stets muß seine Entwicklung auf der Grundlage des schon vorhandenen Cytoplasmas, dessen Struktur wir als wabig erkannt haben, erfolgen. Demnach bildet das wabige Plasma die Grundsubstanz, in welcher die Neurofibrillen eingebettet liegen.

Ein pericelluläres Fibrillennetz, wie es Gariaeff bei *Octopus vulgaris* gefunden hat, ist bei *Helix* nicht vorhanden.

Der Golgi-Kopschsche Apparat.

Im Jahre 1902 gelang es Kopsch, in den Spinalganglienzellen und andern Körperzellen zunächst von Säugetieren, später auch von Vögeln, Reptilien und Amphibien durch längere Einwirkung stärker Osmiumsäure ein Netz darzustellen, das ihm als identisch mit dem von Golgi und seinen Nachfolgern durch Chromsilberimprägnation erhaltenen Netz erschien. Er bezeichnete es als das »Binnennetz« der Zellen. Popoff stellte 1906 fest, daß die Methode von Kopsch und eine Modifikation derselben von Sjövall (Formol-Osmiumsäurebehandlung) in den Ganglien- und Geschlechtszellen von *Helix* kein Netz hervorbringt, wie in den Zellen der Wirbeltiere, sondern daß sich in ihnen nur Granulationen schwärzen. Er sprach die Ansicht aus, daß diese Körnchen dem Binnennetz der Wirbeltierzelle und den als Chromidien, Mitochondrien, Chondriomiten und Nebenkern beschriebenen Bildungen der Geschlechtszellen homolog wären. 1908 wurden die mit Osmiumsäure geschwärzten Granulationen bei *Helix aspersa*, *Helix pomatia* und *Arion rufus* von Legendre untersucht. Er beschreibt sie als osmiophile Granulationen. Eine unbedingte Identifizierung derselben mit den Golgi-Netz hält er wegen der gänzlich verschiedenen Eigenschaften der angewandten Reagentien, des Silbernitrats und der Osmiumsäure nicht für angebracht, wie groß auch die Ähnlichkeit im morphologischen Habitus der beiden Gebilde sein möge. — Weigl macht im Jahre 1910 Angaben über die mit Osmium geschwärzten Bildungen in der Nervenzelle von *Helix*, für die er den Namen Golgi-Kopschscher Apparat eingeführt hat. 1912 veröffentlicht Weigl eine vergleichend-cytologische Untersuchung über den Golgi-Kopschschen Apparat in den somatischen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere und bespricht darin auch das Verhältnis des Apparats zu andern Strukturen der Zellen. Er stellt fest, daß der Apparat bisher bei allen Tieren gefunden worden ist, die daraufhin untersucht worden sind und zieht daraus den Schluß, daß er also einen »allgemeinen, jeder lebenden und funktionierenden Zelle inhärenten und konstanten Zellbestandteil« zu bilden scheine. In bezug auf den Bau des Apparats in morphologischer Beziehung besteht nach Weigl keine allgemeine, alle Tiergruppen umfassende Homologie; er bilde zwar bei Wirbeltieren stets in allen Zellen, wie schon von Kopsch festgestellt wurde, ein stärker oder schwächer entwickeltes Netz, bei Wirbellosen dagegen sei seine Ausbildung nicht nur bei verschiedenen Tiergruppen recht verschieden, sondern sie könne sogar im

Bereiche eines Organismus in verschiedenen Zellen Schwankungen unterworfen sein.

Ich selbst habe den Golgi-Kopschschen Apparat sowohl bei erwachsenen als auch bei jungen Weinbergschnecken untersucht. An einem gelungenen, nach der Kopschschen Methode mit 2% Osmiumsäure behandelten Präparat sieht man in fast allen Ganglienzellen die von Legendre und Weigl beschriebenen kurzen schwarzen Fädchen. Sie liegen im Cytoplasma, wie aus den Textfig. 46—49 hervorgeht. In kleinen und mittelgroßen Zellen heben sie sich außerordentlich scharf durch ihr intensives Schwarz von dem hellbraunen Cytoplasma ab (Textfig. 47—49). Nicht ganz so scharf treten sie in den großen und Riesenzellen hervor, weniger infolge ihrer geringeren Größe, als besonders wegen der dunkleren Farbe des Cytoplasmas. Die Osmiumsäure wirkt nämlich in ganz verschiedener Weise auf die Zellen ein. Am hellsten färbt sie das Cytoplasma der kleinen Zellen, nämlich hellbraun, die mittelgroßen Zellen werden meist gelbbraun gefärbt, die großen und Riesenzellen färben sich dunkel olivenbraun bis schwarzbraun. Dieser Unterschied in der Tönung kommt auch in den Textfig. 46—49 zum Ausdruck. Die Struktur des Cytoplasmas erscheint körnig. In den Zellen mit hellem Cytoplasma liegen die Körnchen weniger dicht, und man kann in ihnen häufig eine konzentrische Anordnung der Körnelung um den Kern herum feststellen; die großen dunklen Zellen sind erfüllt von dicht liegenden kleinen dunklen Körnchen, wie aus Textfig. 46 hervorgeht. Der Kern zeigt in allen Zellen, mit Ausnahme der chromatischen, eine dichte Lagerung des Chromatins und ist von hellerem Farbton als das umgebende Cytoplasma.

Die Gestalt der Fädchen, die den Golgi-Kopschschen Apparat der Zellen bilden, ist verschieden. Legendre hat sie als kugel-, stäbchen-, ring- und halbmondförmig beschrieben und hat diese mannigfaltigen Erscheinungsformen der ungleichen Reduktion der Osmiumsäure sowie der verschiedenen Einwirkungsdauer und Temperatur der Osmiumsäurelösung zugeschrieben. Weigl spricht von kurzen, bakterienförmigen Fäden, die nur ausnahmsweise gebogen oder gewunden sind. Im Gegensatz zu Weigl habe ich nur äußerst selten gerade Fädchen gefunden, fast ohne Ausnahme waren die Fädchen mehr oder weniger stark gebogen. Am häufigsten ist die Sichel- oder Halbmondform. Durch Annäherung der beiden Enden einer solchen Sichel kann ein nahezu oder vollkommen geschlossener Ring oder ein ellipsenförmiges Gebilde zustande kommen, doch sind diese Formen seltener als die sichelförmigen Fädchen. Sehr selten kommen Schleifen und kurze Spiralen vor; diese lassen sich nur mit Hilfe der Mikrometerschraube als solche feststellen. — Die Fädchen, die sich bei *Helix* finden, scheinen in ihrer Form den Apparatfädchen, die von Poluszynski in den Ganglienzellen von Crustaceen (*Homarus vulgaris*, *Astacus fluviatilis* und *Squilla mantis*) gefunden worden sind, sehr ähnlich zu sein. Poluszynski wirft die Frage auf, ob die geschlossenen Ringe, die er unter den Fädchen gefunden hat, primär oder sekundär, d. h. durch die Behandlung hervorgerufen worden seien, und entscheidet sich dahin, daß das allerdings sehr seltene Vorkommen dieser Ringe dafür spräche, daß es primäre Gebilde seien. Meines Erachtens spricht bei *Helix* schon der Umstand, daß alle Übergänge von fast geraden zu ringförmig gebogenen Fädchen vorhanden sind, dafür, daß auch die geschlossenen Ringe ursprüngliche Formen sind. — Der concaven Seite des Fädchens liegt häufig ein dunkel gefärbtes Granulum an; von den stärker gekrümmten Fädchen wird es umschlossen und liegt bei völlig geschlossenen Formen im Innern des Ringes.

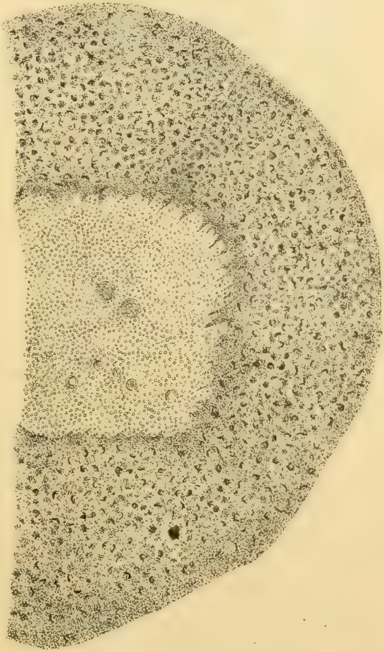


Fig. 46.

Stück einer großen Zelle aus dem Visceralganglion mit osmiophilen Fädchen. 5 μ. Methode von Kopsch. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984.

Die Angabe Weigls, daß bei Wirbellosen die morphologische Ausbildung des Golgi-Kopschschen Apparats sogar im Bereiche eines Organismus in verschiedenen Zellen ganz verschieden sei, findet in den Ganglienzellen von *Helix* eine Bestätigung. Die Textfig. 46—49 stellen verschieden große Ganglienzellen dar: Textfig. 46 eine große Zelle, Textfig. 47 und 49 je eine mittelgroße und Textfig. 48 eine Gruppe von kleinsten Ganglienzellen aus dem Protocerebrum. In jeder von diesen Zellkategorien haben, wie die Figuren zeigen, die Apparatfädchen einen besonderen Habitus. Am größten und in ihrer Form am mannigfaltigsten sind sie in den mittelgroßen Zellen. Für sie gilt in erster Linie das, was oben von der Form der Fädchen gesagt wurde. Die Länge ihres größten Durchmessers beträgt etwa 3 bis 5 μ. Bedeutend kleiner, etwa nur 1—2 μ lang, sind die Fädchen in der großen Zelle Textfig. 46, doch liegen sie dafür um so dichter. Am häufigsten ist bei ihnen die Sichelform, es kommen jedoch auch Halbringe und geschlossene Ringe vor. Textfig. 48 zeigt, daß auch die chromatischen Zellen des Protocerebrums osmiophile Fädchen besitzen. Sie sind jedoch nur gering an Zahl und äußerst fein. Ihre Länge beträgt etwa 1 μ, und ihre Gestalt ist durchweg sichelförmig. (Textfig. 48 ist bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet als die Textfig. 46, 47 und 49, die gleiche Vergrößerungen haben.) Der Befund, daß auch in den kleinsten Ganglienzellen osmiophile Fädchen vorkommen, steht im Gegensatz zu der Angabe Weigls, daß der Golgi-Kopschsche Apparat in den ganz kleinen Zellen erwachsener Schnecken einen kleineren oder größeren Ballen bilde, »der geradeso wie der Apparat der Vertebraten und bisher bekannter Evertebraten immer einen Pol des exzentrischen Zellkernes, und zwar die Stelle der größten Plasma-

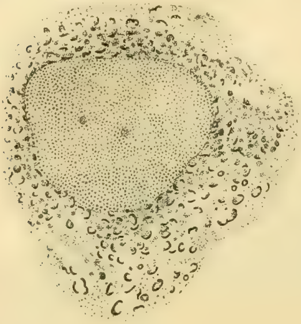


Fig. 47.

Mittelgroße Zelle aus dem Visceralganglion mit osmiophilen Fädchen. 5 μ. Methode von Kopsch. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf $^4/_5$ verkleinert.

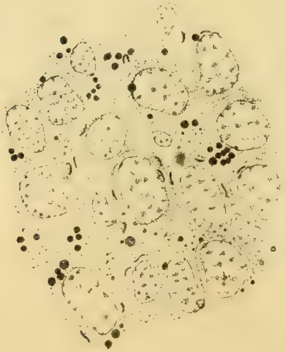


Fig. 48.

Gruppe von chromatischen Zellen des Protocerebrums mit osmiophilen Fädchen und Pigmentkörnern. 3 μ. Methode von Kopsch. Comp.-Oc. 12. Zeiss. hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 1954. Auf $^4/_5$ verkleinert.

anhäufung einnimmt«. Textfig. 48 zeigt allerdings auch schwarze Kügelchen im Cytoplasma der chromatischen Zellen, die bedeutend stärker hervortreten als die feinen Apparatfädchen, doch haben diese mit dem GOLGI-KOPSCHschen Apparat nichts zu tun. Sie sind schon im Abschnitt über Pigment als Pigmentkörnchen der chromatischen Zellen beschrieben worden. Daß die beiden Gebilde nicht identisch sind, geht aus ihrem gänzlich verschiedenen Verhalten gegenüber der Osmiumsäure hervor; denn während die feinen Apparatfädchen erst nach längerer Einwirkung von starker Osmiumsäure hervortreten, werden die Kügelchen schon durch Behandlung des Präparats mit FLEMMINGscher Lösung sichtbar, wenn sie dann auch nicht dieselbe Intensität haben, wie in Präparaten, die nach der KOPSCHschen Methode behandelt worden sind. Über die Form des Apparats bei ganz jungen Tieren, wo er nach WEIGL ebenso wie in den kleinen Ganglienzellen erwachsener Tiere einen Ballen bilden soll, kann ich nichts aussagen. Bei einer etwa 9 Monate alten Schnecke war in der Ausbildung des Apparats kein Unterschied gegenüber einer erwachsenen Schnecke festzustellen. Die weitere Entwicklung des Apparats soll nach WEIGL so vor sich gehen, daß dieser mit zunehmender Größe den Zellkern immer mehr umwächst, bis er ihn vollständig umschließt.

Die Anordnung der osmiophilen Fädchen ist nach LEGENDRE eine sehr regelmäßige; in Zügen angeordnet sollen diese konzentrisch zur Oberfläche des Zellkernes und des Zellkörpers liegen. Seine Tafelfiguren 2—4 zeigen die Fädchen in der Weise geordnet, daß ihre concave Seite der Kernoberfläche zugewandt ist. Eine derartige Anordnung habe ich nur bei den chromatischen Zellen beobachtet; die geringe Breite des Plasmasaumes würde hier kaum eine andre als eine zur Zelloberfläche konzentrische Lagerung der Fädchen zulassen. Auch war in diesen Zellen stets nur eine einzige Schicht von Apparatfädchen vorhanden. Zellen mit breiterem Cytoplasmasaum enthalten eine größere Anzahl von Apparatfädchen, die keine Regel in ihrer Anordnung erkennen lassen (vgl. Textfig. 47 und 49). Es ließe sich vielleicht mit einiger Genauigkeit sagen, daß in der Zone um den Kern herum, welche die meisten dunklen Granulationen enthält, auch die Lagerung der Apparatfädchen am dichtesten ist. — Ebenso wie in den mittelgroßen Zellen liegen auch in den großen und Riesenzellen die Fädchen ohne irgendwelche Regelmäßigkeit wirr durcheinander. Sie sind ziemlich gleichmäßig über das Cytoplasma verteilt, doch bleibt unmittelbar an der Kernmembran und an der Peripherie der Zelle je eine schmale Zone fast ganz von ihnen frei. — Zuweilen fehlen die Fädchen an der

Ursprungsstelle der Achsenfaser, meistens jedoch sind sie dort in derselben Anzahl vorhanden, wie an andern Stellen des Cytoplasmas. Die Achsenfaser dagegen bleibt immer völlig von ihnen frei (Textfig. 49). Man kann mit Legendre sagen, daß die Fädchen in den Regionen der Zelle fehlen, in denen die Pigmentkörnchen sich vorzugsweise finden.

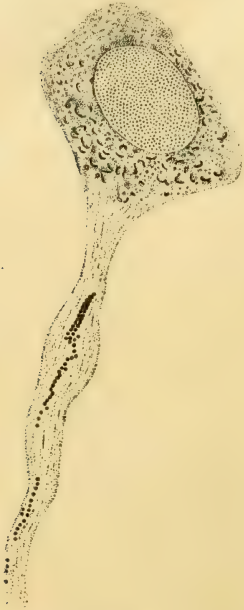


Fig. 49.

Mittelgroße Zelle aus dem Cerebralganglion. Osmiophile Fädchen im Cytoplasma. Die Achsenfaser ist frei von osmiophilen Fädchen, sie enthält aber Pigmentkörner. Methode von Kopsch. 5 μ. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Der Golgi-Kopschsche Apparat ist in gleicher Weise bei Sommertieren und bei winterschlafenden ausgebildet. Legendre hat auch bei Tieren, die er durch langsames Ersticken im Wasser tötete, keine Veränderung des Apparats wahrnehmen können.

Das regelmäßige Vorkommen des Apparats läßt ihn uns als einen wichtigen Zellbestandteil erkennen und drängt die Frage auf, welche Rolle er im Zellenleben spielen mag. Die Frage nach seiner Bedeutung ist von den Autoren sehr verschieden beantwortet worden. Popoff hat, wie schon erwähnt wurde, die Apparatfädchen der Nerven- und Geschlechtszellen von *Helix* den Mitochondrien gleichgestellt. Diese Homologisierung liegt allerdings wegen der großen Ähnlichkeit in der Form beider Gebilde bei *Helix* sehr nahe; für die Ganglienzellen ist sie aber aus dem Grunde von vornherein auszuschließen, als die Fixierung und Färbung nach Meves-Benda, die für die Mitochondrien spezifisch ist, zeigt, daß diese Gebilde den Ganglienzellen fehlen, während der Kopschsche Apparat in ihnen, wie wir gesehen haben, eine sehr vollkommene Ausbildung erfahren hat. — Legendre neigte dazu, den Apparat mit den Nissl-Körpern zu identifizieren. Weigl stellte ihn dem »apparato reticulare« Golgis gleich. — Die Identität zwischen den Apparatfädchen, wie wir sie bei *Helix* kennen gelernt haben und dem geschwärzten Netz, wie es die Kopschsche Methode in den Zellen der Wirbeltiere zur Darstellung bringt, wurde zuerst von

Popoff angenommen und ist durch spätere Forschungen bestätigt worden. Danach tritt der Apparat bei den Wirbeltieren stets als Netz auf, während sich bei den Wirbellosen alle Übergänge von einfachen kurzen Stäbchen zu mehr oder weniger komplizierten Netzen finden. Eine Homologisierung dieser Gebilde von so verschiedener Form war nur möglich auf Grund ihrer chemischen Eigenschaften. Es verhalten sich die Apparatfädchen der Wirbellosen gegenüber Reagentien und Farbstoffen wie der Netzapparat der Wirbeltiere, woraus hervorgeht, daß beide aus der gleichen Substanz bestehen. Weigl erkannte als Hauptkomponente dieser Substanz eine lecithinartige Verbindung, die nur durch Anwendung starker Osmiumsäure zu konservieren ist und bei längerer Einwirkung von Osmiumsäure geschwärzt wird. Wasser und schwache Osmiumsäure dagegen bringen sie zum Quellen und laugen sie aus, ebenso wie sie von den meisten gewöhnlichen Fixierungsmitteln wie Alkohol, Sublimat, Trichlormilchsäure, Formol u. a. zerstört und herausgelöst wird; daher ist nach Konservierung des Präparats mit diesen Mitteln eine Färbung des Apparats nicht mehr zu erreichen. An seiner Stelle sollen dann oft nach Weigls Angaben Kanälchen zu sehen sein als schönes Negativ des Apparats.

Wegen der so verschiedenen morphologischen Ausgestaltung, welche der Apparat bei Wirbeltieren und bei Wirbellosen hat, erscheint es unangebracht, bei der Frage nach der Funktion des Apparats seiner äußeren Form allzu großes Gewicht beizulegen; es muß vielmehr auf die Stoffe, aus denen er sich chemisch zusammensetzt, das Hauptgewicht gelegt werden. Es ist der Versuch gemacht worden, den Apparat als Exkretionsbahn der Zelle, als Nahrungsbahn oder als Stützsubstanz zu deuten. Die Form jedoch, wie der Apparat bei den Gasteropoden ausgebildet ist, und wie er nach Poluszynski auch bei den Crustaceen sich findet, schließt für diese Tiere eine derartige Funktion des Apparats völlig aus. Seine Bedeutung ist heute noch gänzlich dunkel. Weigl kommt auf Grund seiner vergleichend-cytologischen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß der Apparat »ein allen Zellen inhärentes Organ« repräsentiere, »das höchstwahrscheinlich eine wichtige und durch andre Strukturen nicht ersetzbare Rolle im Zellenleben spielt, vielleicht etwa im Sinne eines Stoffwechselkernes tätig ist, indem er Funktionen auslöst oder vermittelt, ohne jedoch dabei in Mitleidenschaft gezogen zu werden, wobei also seine Substanz keine tiefgreifenden sichtbaren Veränderungen eingeht, vor allem nicht aufgebraucht wird«.

Die Holmgrenschen Kanäle.

Zum Studium der Saftkanälchen hat Holmgren im Jahre 1900 ganz besonders die Nervenzellen von *Helix* empfohlen. »Jedem, der an meinen Angaben noch zweifelt, möchte ich empfehlen, diese Schlundganglienzellen zu studieren. Die fraglichen Strukturen treten nämlich bei dem genannten Tier so schematisch klar und deutlich hervor, daß sie selbst demjenigen Histologen, der noch keine Erfahrung über die von mir entdeckten morphologischen Verhältnisse hat, fast sogleich klar liegen müssen.« — Es soll im folgenden zunächst kurz dargelegt werden, welche morphologische Ausgestaltung die Kanälchen nach Holmgren in der Ganglienzelle von *Helix* haben, und es sollen diese Befunde mit denen andrer Autoren und mit meinen eigenen verglichen werden, damit darauf die Frage nach der Bedeutung dieser Gebilde für die Nervenzelle erörtert werden kann.

Holmgren hat die Kanälchen der Ganglienzelle von *Helix* im Jahre 1900 beschrieben und seine Befunde 2 Jahre später (1902) in einer zusammenfassenden Arbeit über die Morphologie der Nervenzelle mit denjenigen bei andern Tieren zusammengestellt. Danach ist die Ausgestaltung der Kanälchen bei *Helix* eine doppelte. Die großen und mittelgroßen Ganglienzellen dieses Tieres sah Holmgren häufig durchbohrt von verzweigten Fortsätzen, die er unzweideutig als Ausläufer der die Ganglienzelle umhüllenden Gliazellen erkannte. In der Ganglienzelle verliefen sie oft isoliert und lagen als büschel- oder pinselförmige Ansammlungen von Fädchen in der peripheren Zone des Zellkörpers, in den sie verschieden tief eindrangen. Am Außenrande der Nervenzelle waren die Pinsel oft deutlich kernführend. Bei Anwendung elektiver Färbungen konnte Holmgren die Fortsätze weiter verfolgen und erkannte, daß sie häufig innerhalb der Nervenzelle direkt kommunizierten und sich so zu einem intracellulären Netzwerk vereinigten. Manche Zellen enthielten eigenartige Knäuel von Gliafortsätzen. — Außer diesen fädigen Einwucherungen sah Holmgren in der Nervenzelle von *Helix* Kanälchen, die mit Saftlücken im zunächst liegenden Gliagewebe kommunizierten. Sie waren nicht vom Cytoplasma der Nervenzelle, sondern vom Gliagewebe begrenzt, und Holmgren hielt sie darum für Spalten innerhalb der Gliafortsätze. Holmgren hat sie zusammenfassend folgendermaßen beschrieben: »Innerhalb der intracellulären Gliafortsätze können lücken- oder kanälchenartige Safträume zustandekommen, die mit ähnlichen Safträumen außerhalb der Nervenzelle direkt kommunizieren«; und über ihre Bedeutung äußerte er sich anschließend: »Durch diese Kanälchen werden höchstwahrscheinlich gewisse Stoffe dem Nervenkörper zu- oder abgeführt. Die Gliafortsätze stellen deshalb meiner Meinung nach eine Art trophische Organisation der Nervenzelle dar.« Darum hat Holmgren im weiteren die Bezeichnung als Trophospongium für sie vorgeschlagen. — Schließlich beobachtete Holmgren noch, daß einzelne Neurogliazellen, ja sogar ganze Systeme von Neurogliazellen in die Nervenzelle eindringen könnten.

Was haben nun andre Autoren von den Holmgrenschen Trophospongien bei *Helix* gesehen? Die Angaben darüber sind teils positive, teils negative.

Bochenek (1901) findet die Holmgrenschen Kanälchen auf die großen Ganglienzellen von *Helix* beschränkt. Ihre Morphologie entspricht hier im allgemeinen den Angaben, die Holmgren darüber gemacht hat. So findet Bochenek in den großen Nervenzellen nicht nur Einwucherungen von Fortsätzen des umgebenden Gliagewebes, sondern stellenweise auch ganze Neurogliazellen, die sich zugleich mit ihren Fortsätzen in die Zellen hineingeschoben haben. Andre Nervenzellen sieht er mit einem Kanalsystem versehen, das von der Oberfläche her in die Zelle eindringt und in dem Neurogliafibrillen und Zellen liegen. Bochenek teilt demnach nicht die Ansicht Holmgrens, daß die Kanälchen Spalten innerhalb der Neurogliafortsätze darstellen; er hält sie vielmehr für Hohlräume im Cytoplasma selbst. Für die Deutung der Funktion der Kanälchen ist die Feststellung Bocheneks wichtig, daß die Plasmazone, welche die Kanälchen umgibt, hyalin sei, daß ihr also die Nissl-Substanz fehle. Da Bochenek keine Variationen der Holmgrenschen Kanälchen während verschiedener physiologischer Zustände des Tieres beobachtete, so hielt er sie für ein festes Zellorgan, dessen Zweck wohl der sei, die absorbierende Oberfläche der Riesenzellen zu vergrößern.

1908 stellten Smallwood und Rogers bei *Helix* und *Aplysia* in der Peripherie des Cytoplasmas »Lymphräume« fest, die sie den gleichzeitig beobachteten Vacuolen entgegenstellten. Sie konnten eine direkte Verbindung dieser Kanäle mit dem umgebenden Neurogliagewebe erkennen und schlossen daraus, daß sie in irgend einer Beziehung zum Circularsystem ständen.

1909 sind die Holmgrenschen Kanäle von Legendre sehr eingehend beschrieben worden. Er findet sie wie Bochenek auf die großen und die Riesenzellen beschränkt. In den Nervenzellen gesunder, gut genährter Tiere findet er sie nur äußerst selten, dagegen sind sie zahlreich in den Nervenzellen erstickender Tiere vorhanden und nehmen bis zum Tode des Tieres an Größe und Zahl immer mehr zu. An der Einwucherungsstelle der Neurogliafortsätze, die Legendre als Filamente bezeichnet, sieht er stets eine auffallende Anhäufung von Neurogliazellen. Niemals beobachtete er Anastomosen der Filamente innerhalb des Zellkörpers. Bocheneks Angabe, daß um die Filamente herum das Cytoplasma hyalin sei, bestätigt er, doch scheint ihm das mehr für eine Zerstörung der Zelle als für ihre Ernährung zu sprechen. Die stärkste Einwucherung findet er am Achsenfaserpol der Zelle und in der Achsenfaser. Zugleich mit der Einwucherung von Neurogliafilamenten beobachtet er zuweilen auch ein Eindringen der Zellen selbst.

Merton bestätigt 1907 bei *Tethys leporina* im großen und ganzen alle Befunde Holmgrens. Die Kanäle, die er als Lymphspalten bezeichnet, sieht er mit pericellulären Räumen um die Ganglienzelle herum in Verbindung stehen; sie sind mit einem dünnen lamellenartigen Belag ausgekleidet, der eine direkte Fortsetzung der Hüllzellen darstellt. Merton glaubt mit Bochenek, daß die Lymphspalten, die er für eine konstante, also auch im normalen Zustande vorhandene Bildung der Ganglienzelle hält, eine Bedeutung für den Stoffwechselprozeß der Zellen haben. — Ebenso bestätigt Weigl 1910 für *Helix* alle Befunde Holmgrens über die Einwucherung des Hüllgewebes in den Zelleib und findet auch bei ganz normalen Zellen ein stärkeres oder schwächeres Einwuchern; besonders stark findet er die großen Zellen durchsetzt. —

Es sind schließlich noch die älteren Arbeiten von Rohde zu erwähnen (1895 und früher), in denen sich ausführliche Angaben darüber finden, daß die großen Ganglienzellen von *Helix* vielfach von Neurogliazellen durchsetzt werden. Rohde konnte diese intracelluläre Neuroglia mit ihren Kernen sogar auf Zupfpräparaten nach Methylenblaufärbung erkennen. Das grobe Spongioplasma, von dem im Abschnitt über die Grundstruktur des Cytoplasmas bei Besprechung der Angaben Rohdes darüber die Rede war, sieht Rohde direkt in das umhüllende Gliagewebe übergehen. Daran knüpft er eine Theorie über die Erneuerung der Ganglienzelle von der Neuroglia aus, wonach aus der Neuroglia zuerst die groben und aus diesen wieder die feinen Fibrillen der Grundsubstanz hervorgehen sollen. Die letzteren schließen das ebenfalls stets sich neubildende Hyaloplasma ein.

Den bisher besprochenen Angaben, die sämtlich ein Einwuchern der Neuroglia in die Ganglienzelle bestätigen, stehen zwei negative Angaben gegenüber, eine ältere und eine neue. 1898 bestreitet Mac Clure auf das entschiedenste die Angabe Rohdes, daß die Neurogliafibrillen sich in die Ganglienzelle erstrecken, und führt zwei Gründe dagegen an, nämlich erstens, daß sich niemals Elemente in der Ganglienzelle zeigen, die sich ebenso färben wie das umgebende Hüllgewebe, und zweitens, daß auch bei frisch isolierten Zellen niemals Andeutungen einer solchen Verbindung von Neuroglia und Ganglienzelle zu sehen sei. Erhard (1912) kommt durch die Beobachtung, daß bei fortschreitender Verbesserung der angewandten Fixierungsmittel die Zahl der vorhandenen Trophospongien immer geringer wird, zu der Überzeugung, daß sie als ein Fixierungsprodukt anzusprechen seien. Allerdings räumt Erhard gleichzeitig ein, daß doch vielleicht in pathologischen Fällen, so wie Legendre es geschildert hat, ein von der Fixierung unabhängiges Eindringen der Glia vorkommen könne.

Meine Untersuchungen haben mich davon überzeugt, daß ein Einwuchern des Neurogliagewebes in den Zellkörper der lebenden Ganglienzelle bei *Helix* tatsächlich stattfindet. Der Beschreibung meiner Beobachtungen möchte ich vorausschicken, daß ich zum Studium der Holmgrenschen Kanäle nicht die von Holmgren angewandten Fixierungsgemische gebraucht habe, die sowohl Legendre wie auch Erhard schlechte Resultate gegeben haben, sondern daß ich nur Ganglien, deren Fixierung vorzüglich gelungen war, auf die fraglichen Bildungen hin untersucht habe. Es handelte sich dabei ausschließlich um Konservierungen mit Sublimat oder mit Flemmingscher Lösung. Die beste Färbung ergab die Ehrlichsche Dreifarblösung, welche die Gliafortsätze glänzend rot färbte; ebenfalls hoben sie sich nach Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain scharf vom Cytoplasma ab.

Die Durchsicht einer Anzahl gut fixierter Serien ergab, daß die Holmgrenschen Kanäle durchaus keine regelmäßige Erscheinung sind, sondern vielmehr nur gelegentlich vorkommen. Manche Ganglien lassen sie vollständig vermissen, andre zeigen sie, doch meistens nur in geringer Zahl. In den Cerebral- und Buccalganglien fehlen sie fast immer; ihr Vorkommen ist demnach fast ganz auf die Eingeweide- und Pedalganglien, also auf die Ganglien, welche die größten Zellelemente aufweisen, beschränkt. Dort findet man sie am häufigsten in den großen und Riesenzellen, doch nicht ausschließlich, wie von Bochenek und Legendre angegeben worden ist; in allerdings seltenen Fällen habe ich sie auch in kleineren Ganglienzellen gefunden.

Die Textfig. 50 und 51 stellen zwei große Zellen aus den Pedalganglien dar, die eine verhältnismäßig starke Einwucherung von Neurogliafasern zeigen. Wie schon von Legendre festgestellt wurde, ist überall dort, wo in der Zelle Holmgrensche Kanäle vorkommen, auch außerhalb der Einwucherungsstelle ein reich entwickeltes Neurogliagewebe mit zahlreichen Kernen zu beobachten. Dasselbe geht aus den Textfig. 50 und 51 hervor. Textfig. 50 zeigt eine starke Anhäufung von Neurogliagewebe am Achsenfaserpol der Zelle, Textfig. 51 eine solche entlang der Achsenfaser. Die Neurogliakerne liegen, wie Text-

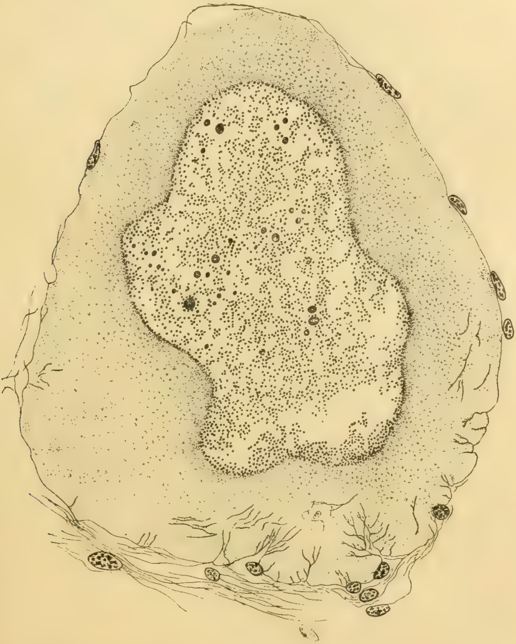


Fig. 50.

Einwucherung von Neurogliafasern am Achsenfaserpol einer großen Zelle des Pedalganglions. 5 μ. Flemmingsche Lösung, Eisenhämatoxylin. Oc. I. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 714. Auf $^3/_4$ verkleinert.

fig. 50 zeigt, zum Teil der Zelloberfläche dicht an in kleinen Einbuchtungen derselben. Von dort dringen die Neurogliafasern in den Zellkörper ein und verlaufen in ihm meist eine kurze Strecke in radiärer Richtung, wobei sie sich oft bäumchenartig verzweigen. Sie enden gewöhnlich schon in der peripheren Zone des Cytoplasmas, niemals

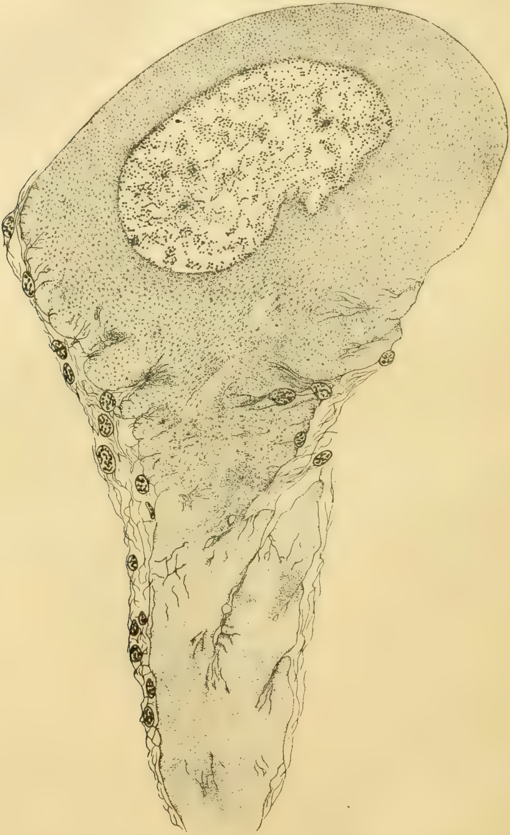


Fig. 51.

Einwucherung von Neurogliafasern in die Achsenfaser einer großen Zelle des Pedalganglions. 5 μ. Sublimat, EHRLICHs Triacidgemisch. Oc. 1. ZEISS hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 714. Auf $^3/_4$ verkleinert.

erreichen sie die Kernoberfläche. Anastomosen zwischen den einzelnen Fibrillen habe ich in keinem Falle bemerkt, die von mir untersuchten Schnecken zeigten also kein intracelluläres Netzwerk von Gliafasern, wie Holmgren es beschrieben hat. Wenn von einer Stelle der Zelloberfläche aus zugleich mehrere Fibrillen in den Zellkörper einwuchern, so entsteht die von Holmgren beschriebene pinsel- oder büschelförmige Ansammlung von Fädchen innerhalb des Cytoplasmas. Die Neurogliafasern liegen im Zellkörper meistens ganz in das Cytoplasma eingebettet und werden ringsum dicht von demselben umschlossen. Zuweilen beobachtet man jedoch, daß an Stellen, wo eine starke Einwucherung von Neurogliafibrillen sich findet, das Cytoplasma nach den Seiten ausgewichen ist, so daß Kanälchen und Spalten in ihm entstanden sind. In diesen verlaufen die Neurogliafasern entlang, wobei sie sich meistens den Wänden des Kanälchens eng anlegen, und schicken nach den Seiten wieder Fibrillen ins Cytoplasma hinein (Textfig. 50 und 51). Zugleich mit den Neurogliafibrillen dringen häufig auch Neurogliakerne in die Cytoplasmaspalten ein. Stets kommunizieren die Cytoplasmaspalten mit den Hohlräumen des pericellulären Neurogliagewebes; wo, wie auf Textfig. 50, mitten im Cytoplasma ein abgeschlossener Hohlraum zu liegen scheint, läßt sich durch Betrachtung der anschließenden Schnitte leicht feststellen, daß er eine Ausmündung an der Peripherie der Zelle hat. Niemals habe ich die von Bochenek und Legendre beschriebene hyaline Beschaffenheit des Cytoplasmas um die Neurogliafasern oder die Cytoplasmakanälchen herum beobachtet; meistens unterschied es sich an diesen Stellen in keiner Weise vom übrigen Cytoplasma, zuweilen wies es, wie aus Textfig. 51 ersichtlich ist, sogar eine dunklere Färbung um die Einwucherungsstellen herum auf, was ich einer Anhäufung von chromatophiler Substanz zuschreiben möchte. — Die Angaben früherer Autoren, daß die Holmgrenschen Kanäle besonders stark am Achsenfaserpol der Zelle und im Anfangsteil der Achsenfaser entwickelt seien, kann ich bestätigen. Die Textfig. 50 und 51 illustrieren diese Verhältnisse. Beide Zellen sind am peripheren Pol frei von Holmgrenschen Kanälen, zeigen sie aber reichlich am Achsenfaserpol (Textfig. 50) und in der Achsenfaser (Textfig. 51). In letzterer sind auffallend tiefe Cytoplasmaspalten vorhanden, die zum Teil bis in die Mitte der Achsenfaser hineinreichen und das Bestreben zeigen, sich der Längserstreckung der Achsenfaser parallel zu richten. Aus Querschnitten durch die Achsenfaser geht hervor, daß radiär gerichtete Neurogliafasern im Innern der Achsenfaser meistens das Centrum derselben nicht erreichen, sondern schon vorher enden.

Über die Bedeutung der Holmgrenschen Kanäle für die Ganglienzelle sind die Ansichten der Autoren verschieden. Wenn wir von der obenerwähnten Theorie Rohdes, wonach von den eingewucherten Gliaelementen eine Regeneration der Ganglienzelle ausgehen soll, absehen, so stehen sich zwei Deutungen gegenüber. Die eine hat zur Voraussetzung, daß es sich bei den Holmgrenschen Kanälen um eine konstante, der Zelle im normalen Zustande zukommende Bildung, gewissermaßen um ein festes Zellorgan handele, das eine bestimmte Funktion zu erfüllen habe. Die andre dagegen ist auf der Ansicht begründet, daß die Neurogliaeinwucherung eine pathologische Erscheinung sei. Die erstgenannte Deutung wird vor allem von Holmgren vertreten, der in seinen »Saftkanälchen« oder Trophospongien »wesentliche Wege der Stoffwechselprozesse der Nervenzelle« sieht. Als konstantes Zellorgan sehen auch Bochenek und Merton die Holmgrenschen Kanäle an. Sie sind ebenfalls der Ansicht, daß dieselben Bedeutung für den Stoffwechselprozeß der Zelle haben, insofern als durch ihr Auftreten die Fläche des Kontaktes der Zelle mit den umgebenden Lymphräumen und damit zugleich ihre absorbierende Oberfläche bedeutend vergrößert würde. — Im Gegensatz dazu steht die Deutung, die Legendre der Neurogliaeinwucherung zukommen läßt. Da er bei gesunden und gut genährten Schnecken nur äußerst selten Holmgrensche Kanälchen bemerkte, dagegen ein rasches Zunehmen derselben bei erstickenden Tieren beobachten konnte, so schloß er, daß es sich bei der Einwucherung um eine pathologische Erscheinung handele. Er nahm an, daß die eingewucherte Neuroglia dabei eine zellzerstörende Rolle spiele, indem sie in der schon an und für sich stark geschwächten Ganglienzelle Histolyse hervorrufe und dadurch ihren Tod beschleunige. Erhard, der, wie schon erwähnt wurde, die Saftkanälchen überhaupt für Fixierungskunstprodukte erklärte, glaubt den Beobachtungen Legendres noch eine andre Deutung geben zu können. Er meint, daß die zunehmende Einwucherung des Neurogliagewebes bei erstickenden Tieren eine rein mechanische Ursache haben könne, insofern als die Gewebe durch Wasseraufnahme stark aufquellen und so die Glia in die Nervenzelle förmlich hineingepreßt würde, oder daß sie darauf beruhen könne, daß die großen Zellen, die sich schon im normalen Zustande schwer konservieren lassen, infolge des Aufquellens besonders schwer zu konservieren seien und deshalb die starke Gliaeinwucherung zeigen.

Meine eigenen Befunde über die Holmgrenschen Kanälchen der *Helix*-Ganglienzelle lassen weder eine Deutung im Sinne Holmgrens oder Bocheneks, noch eine solche im Sinne Legendres zu. Das nach meinen Beobachtungen verhältnismäßig seltene Vorkommen der Holmgrenschen Kanäle und besonders der Umstand, daß sie manchen Ganglien vollkommen fehlen, läßt es mir als ausgeschlossen erscheinen, daß ihnen die Bedeutung fester Zellorgane mit einer für das Leben der Zelle wichtigen Funktion zukommt. Ebenso verliert die Bochenekſche Theorie, daß die Holmgrenschen Kanäle den Zweck haben, die absorbierende Oberfläche der Zelle zu vergrößern, ihre Hauptstütze dadurch, daß sich in allerdings nur vereinzelten Fällen auch in mittelgroßen und kleinen Zellen Neurogliaeinwucherungen feststellen ließen. Untersuchungen an erstickenden Tieren habe ich nicht vorgenommen. Alle meine Beobachtungen wurden an Tieren gemacht, die unter ganz normalen Bedingungen gelebt hatten und deren Ganglienzellen im übrigen durchaus keine pathologischen Veränderungen wie Chromatolyse, oder Pigmentanhäufungen zeigten. Auch konnte ich nicht, wie schon erwähnt wurde, eine Veränderung des Cytoplasmas um die Kanälchen herum beobachten, die auf chromatolytische Prozesse und damit auf eine zerstörende Einwirkung auf die Zelle hingedeutet hätte. Ich halte daher die Neurogliaeinwucherung für eine Bildung, die auch in normalen Zuständen der lebenden Nervenzellen vorhanden ist. Es fragt sich nun, ob diese Einwucherung und die damit zusammenhängende Bildung von Cytoplasmakanälchen für das Zellenleben überhaupt von irgend einer Bedeutung sei. Aus den oben angeführten Gründen möchte ich dies verneinen. Die Beobachtungen Legendres, daß die Neuroglia in pathologischen Fällen die Ganglienzelle stark durchwuchere, zeigen, daß derselben eine starke Wachstumskraft innewohnt. Es wäre darum möglich, daß, wie schon Poluszynski bei den Crustaceen vermutete, auch im normalen Leben der Zellen durch gegenseitige Wachstumsverhältnisse der Ganglienzelle und der umhüllenden Neuroglia ein Eindringen der letzteren in das Cytoplasma der Zelle zustande kommen könnte. Dafür scheint mir die starke Anhäufung von Neurogliagewebe außerhalb der Einwucherungsstelle zu sprechen. Es würde sich demnach bei der fraglichen Erscheinung um eine mehr oder weniger zufällige handeln, womit die Frage nach dem Zweck derselben sich natürlich erübrigen würde.

Die Vacuolen.

Im Vergleich mit den in den vorstehenden Abschnitten besprochenen Strukturen des Cytoplasmas sind über die jetzt zu besprechenden Vacuolen desselben nicht sehr zahlreiche Angaben gemacht worden.

Über Vacuolen in den Nervenzellen der Mollusken und speziell der Pulmonaten konnte ich nur bei zwei Autoren eingehende Beschreibungen finden, nämlich bei LEGENDRE (1909) und bei SMALLWOOD und ROGERS (1908 und 1910), von denen der erstere sie bei *Helix pomatia*, *Helix aspersa* und *Arion rufus*, die letzteren bei verschiedenen auf Bermuda lebenden Mollusken und besonders bei *Planorbis* und *Limax* untersucht haben.

Die drei Autoren scheiden die Vacuolen scharf von den HOLMGRENschen Kanälchen bzw. den Lymphräumen. Sie sind fest von ihrer Realität überzeugt, da es ihnen nicht nur gelang, dieselben bei in voller Lebenskraft getöteten Tieren nachzuweisen, sondern da sie sie auch an der lebenden Nervenzelle erkennen konnten. Die Beschreibungen, welche die drei Autoren von den Vacuolen gegeben haben, weichen allerdings in einigen wesentlichen Punkten voneinander ab.

Nach LEGENDRE liegen die Vacuolen mehr oder weniger zahlreich hauptsächlich in der peripheren Zone des Cytoplasmas, entweder einzeln oder zu Reihen angeordnet. Die äußersten können sich nach außen in die pericellulären Hohlräume öffnen. Sie haben keine eigene Wand, sondern sind von einem oft etwas dichteren und dunkler färbbaren Cytoplasma umgeben. Ihr Inneres ist von einer hellen homogenen Substanz erfüllt; niemals liegen Granulationen darin.

SMALLWOOD und ROGERS finden die Vacuolen nicht nur im Cytoplasma, sondern auch, wenn auch nur selten, im Kern. Sie beschreiben sie als runde isolierte Gebilde ohne eigene Wand, die an die Nahrungsvacuolen der Protozoen erinnern. Sie variieren außerordentlich stark an Zahl und an Größe. Manche sind so klein, daß sie nur mit Anwendung von Immersion erkennbar sind, andre erreichen ein Drittel der Kerngröße. Sie enthalten entweder eine farblose durchsichtige Flüssigkeit oder eine feste Substanz.

Die drei Autoren stimmen darin überein, daß die Vacuolisation des Plasmas vorübergehender Natur und stark von dem Zustande, in dem das betreffende Tier sich befindet, abhängig ist. So beobachtete LEGENDRE eine Zunahme der Vacuolen bei erstickenden Tieren und bei Tieren im Zustande des Hungers und der Ermüdung. Besonders eingehend haben sich SMALLWOOD und ROGERS mit dieser Frage beschäftigt. Sie stellten fest, daß im Plasma von *Limax* am Ende des Winterschlafs die Vacuolen sehr zahlreich und über den ganzen Zellkörper verstreut waren, daß sie aber während des Sommers infolge von Einlagerung fester Körnchen mehr und mehr an Zahl abnahmen. Umgekehrt konnten die Autoren eine Zunahme der Vacuolen bei hungernden Tieren und bei solchen, die durch elektrische Reizung oder durch Reizen mit einer Nadel künstlich ermüdet worden waren, beobachten. Es gelang ihnen sogar, das Verschwinden der festen Körnchen und das Erscheinen der Vacuolen bei Reizung der Ganglienzellen durch den Induktionsstrom unter dem Mikroskop zu verfolgen. Auf Grund der Feststellung, daß die Vacuolen nur unter gewissen und zwar nicht normalen Bedingungen zahlreich sind, hält es Legendre für wahrscheinlich, daß sie in ihrem Auftreten überhaupt an einen bestimmten Veränderungszustand gebunden sind: »à un état d'altération peut-être physiologique, mais en tout cas très voisin d'un état pathologique, à la frontière de la maladie, et qu'elles seraient produites par accumulation des produits de déchet de l'activité cellulaire«.

Erhard ist in bezug auf die Realität der Vacuolen im Cytoplasma sehr skeptisch. Er glaubt, daß das normale Vorkommen von Vacuolen in Ganglienzellen mindestens sehr zweifelhaft sei; auf jeden Fall hält er es für die von ihm selbst untersuchten Objekte für ganz unwahrscheinlich. Er nennt verschiedene Fehlerquellen, durch die Vacuolen vorgetäuscht werden können, z. B. durch schlechte Konservierung oder durch Herauslösen gewisser löslicher Substanzen, die im Cytoplasma in Form von runden Körnchen liegen. Ferner könne vielleicht schon der operative Eingriff beim Herauspräparieren der Ganglien eine Überreizung und damit verbunden eine Vacuolenbildung in den Zellen zur Folge haben. Gegen die Angabe, daß die Vacuolen auch in der lebenden Nervenzelle zu beobachten seien, wendet Erhard ein, daß ein runder Körper von anderm Lichtbrechungsvermögen als seine Umgebung leicht eine Vacuole vortäuschen könne.

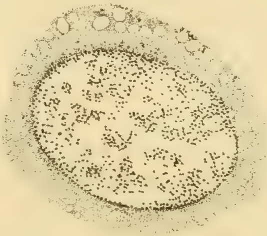


Fig. 52.

Mittelgroße Ganglienzelle aus den Eingeweideganglien mit »Vacuolen« im Cytoplasma. 5 μ. Flemmingsche Lösung, Safranin-Lichtgrün. Oc. III. Zeiss hom. Immersion. Apert. 1,30. Vergr. 984. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Ich selbst habe die Vacuolen nur an konserviertem Material feststellen können. In gut fixierten Ganglienzellen waren nur äußerst selten Vacuolen zu finden. Textfig. 52 zeigt eine mittelgroße Ganglienzelle aus den Eingeweideganglien, deren Cytoplasma Vacuolen enthält. Sie liegen hier, wie es Legendre beschrieben hat, hauptsächlich in der Nähe der Peripherie und sind mehr oder weniger in Reihen angeordnet. Ihre Form ist rund oder oval, und an Größe sind sie nur wenig verschieden. Größenunterschiede, wie sie SMALLWOOD und ROGERS angegeben haben, habe ich niemals beobachtet. Eine eigene Wand fehlt ihnen, doch hat das Cytoplasma, das sie umgibt, meist eine etwas dichtere Beschaffenheit und ist infolgedessen auch etwas stärker färbbar, so daß die Vacuole eine mehr oder weniger scharfe Kontur hat. In gut konservierten Zellen habe ich niemals eine Verbindung der am äußersten Rande liegenden Vacuolen mit den pericellulären Hohlräumen wahrgenommen. Das Innere der Vacuolen ist homogen und ungefärbt; niemals ließen sich in ihnen Körnchen, wie SMALLWOOD und ROGERS sie beschrieben haben, feststellen. Trotzdem glaube ich, daß die »Vacuolen« als Hohlräume angesehen werden müssen, die durch Herauslösen gewisser löslicher Substanzen während der Vorbehandlung des Objektes entstanden sind. Wegen des seltenen Vorkommens von »Vacuolen« in wirklich gut konserviertem Material nämlich erscheint es mir als sehr unwahrscheinlich, daß die Ganglienzellen der von mir untersuchten Tiere im Leben Vacuolen enthalten haben. Nun unterscheiden sich aber die Zellen, die Vacuolen enthalten, im übrigen von den gleich gut konservierten Zellen, denen die Vacuolen fehlen, in keiner Weise. Sie zeigen weder Formveränderungen des Kernes noch des Zellkörpers, so daß man ihre Vacuolisation nicht auf Rechnung der Konservierung setzen kann. Dadurch gewinnt die oben angedeutete Auffassung an Wahrscheinlichkeit, daß die »Vacuolen« Hohlräume im Cytoplasma sind, die ursprünglich, d. h. vor der Fixierung, eine lösliche Substanz, etwa in Xylol lösliche fettähnliche Pigmente oder in Wasser lösliches Glykogen enthalten haben. Ich möchte annehmen, daß der ursprüngliche Inhalt der von mir beobachteten Vacuolen nicht Pigment, sondern Glykogen gewesen ist. Dafür spricht einmal, daß häufig in andern Zellen desselben Präparats Pigment vorhanden war, und zweitens, daß die »Vacuolen« in ihrer Form und Größe meistens viel mehr den im Cytoplasma vorkommenden Glykogenkörnchen, als den Pigmentkörnchen entsprechen.

Von dem bisher besprochenen Vorkommen von Vacuolen in durchaus normalen Ganglienzellen scharf zu trennen ist eine andre Art von Vacuolisation, wie ich sie in einem Präparat beobachtete, das mir von einem Herrn des hiesigen Instituts gütigst zur Verfügung gestellt wurde. In diesem Präparat war fast jede Ganglienzelle sozusagen gespickt mit Vacuolen, die oft fast das ganze Cytoplasma ausfüllten und bis an die Kernmembran heranreichten. In vielen Zellen öffneten sich die äußersten Vacuolen nach außen, wodurch die Zellen ein zerfetztes Aussehen bekamen. So verhielt sich nicht nur der Zellkörper, sondern auch die

Achsenfaser. Nun war allerdings Zenkersche Lösung zur Fixierung benutzt worden, die ein sehr schlechtes Fixierungsmittel für die Ganglienzellen von *Helix* ist, trotzdem möchte ich aber die Vacuolisation der Zellen nicht der Fixierung zuschreiben, weil die Kernkonservierung gut war, und weil Zenkersche Lösung, die ich selbst bei den Ganglien von *Helix* angewandt habe, stets ein andres Bild ergeben hat, nämlich starke Schrumpfungen und Formveränderungen der Zellen, niemals aber derartige Vacuolen. Ich möchte daher annehmen, daß die beschriebene Vacuolisierung mit irgend einem pathologischen Zustand, in dem die Schnecke sich befand, zusammenhing, vielleicht auch eine Alterserscheinung war. Da ich keine Ermüdungsversuche und keine histologischen Untersuchungen an erstickenden Schnecken gemacht habe, wie sie von Smallwood und Rogers und von Legendre angestellt wurden, so kann ich nicht entscheiden, ob die hier von mir beobachtete Vacuolisation der Ganglienzellen den Bildern entsprach, die die genannten Autoren durch ihre Versuche erzielten. Jedenfalls haben mich meine Untersuchungen, wie ich noch einmal zusammenfassend aussprechen möchte, zu der Überzeugung geführt, daß die Schnecken im normalen Zellenleben keine Vacuolen im Cytoplasma der Ganglienzellen haben, und daß ein Reichtum an Vacuolen einen pathologischen Zustand anzeigt.

Das Glykogen.

In den Nervencentren von *Helix* findet man zuzeiten als Reservestoff Glykogen abgelagert. Diese Substanz ist leicht nachweisbar durch Färbung mit Bestschem Karmin; doch bedürfen die Objekte, in welchen das Glykogen zur Darstellung gebracht werden soll, einer besonderen Vorbehandlung, insofern als es möglichst vermieden werden muß, sie in eine Lösung zu bringen, die mehr als 50% Wasser enthält, da das Glykogen wasserlöslich ist. Die Fixierungsmittel, welche gewöhnlich für die *Helix*-Ganglienzelle gebraucht werden, eignen sich daher nicht zur Darstellung von Glykogen. Aus Ganglien, die mit ihnen fixiert worden sind, ist das Glykogen zum größten Teil oder ganz herausgelöst, und es wurde im vorigen Abschnitt die Vermutung ausgesprochen, daß die »Vacuolen«, die sich zuweilen in sonst vorzüglich konservierten Ganglienzellen finden, die Stellen bezeichnen, an denen ursprünglich Glykogen gelegen hatte. Die von mir entsprechend den Angaben Erhards angewandten Methoden zur Glykogendarstellung wurden in der Einleitung unter »Technisches« (S. 29) angegeben.

Präparate, die mit Bestschem Karmin gefärbt worden sind, zeigen, daß als eigentliche Glykogenspeicher der Nervencentren die bindegewebige Hülle derselben in Betracht kommt. Diese findet man oft ganz durchsetzt von leuchtend roten Kügelchen und Schollen von Glykogen, die in den Hohlräumen des Neurilemms einen beträchtlichen Umfang annehmen können. Innerhalb der Ganglien findet sich das Glykogen in dem Gliagewebe, das die Ganglienzellen einhüllt, am reichlichsten; es dringt mit diesem zusammen auch in die Punktsubstanz ein, zwischen deren Fibrillen die Glykogenkörnchen in außerordentlich feiner Verteilung und stellenweise sehr dicht liegen. Endlich kommen sie auch noch in den Ganglienzellen selbst vor. Die Fig. 12 und 13, Taf. I zeigen drei Zellen aus den Cerebralganglien, in denen das Glykogen in Form von kleinen runden Körnchen liegt. Diese haben verschiedene Größe; die kleinsten sind etwa so groß wie das Kernchromatin, die größten sind wenig größer als die Nucleolen des Kernes. Sehr häufig zeigen die Glykogenkörnchen einen schmalen hellen Hof um sich herum, was entweder auf einer Schrumpfung des sie umhüllenden Cytoplasmas oder auf Lösung einer peripheren Schicht der Körnchen beruhen kann. Die kleine Zelle Tafelfig. 12 ist am reichsten an Glykogen, in der kleinen Zelle Tafelfig. 13 liegt es hauptsächlich am Achsenfaserpol, die größere Zelle Tafelfig. 13 enthält nur spärliche Mengen von Glykogen.

Nach Erhard, der über das Glykogen in den Nervencentren von *Helix* sehr eingehende Studien gemacht hat, soll als erster Barfurth (1885) die Verteilung des Glykogens in den verschiedenen Organen der Weinbergschnecke und so auch in ihrem Nervensystem untersucht haben. Er hat schon Angaben über das Verschwinden dieses Reservestoffs bei hungernden Tieren und über sein Wiederauftreten bei gefütterten gemacht. Erhard interessierte bei seinen Untersuchungen vor allem die Frage, welchen Variationen die Glykogenmenge im Nervensystem der Schnecke unterworfen sei. Er fand bei Sommerschnecken in den Nervencentren stets weniger Glykogen abgelagert als bei winterschlafenden. Im Neurilemm und in der Glia lagen zwar häufig auch bedeutende Mengen davon, den Ganglienzellen fehlte es jedoch immer fast ganz; es war die Durchsicht eines großen Materials nötig, um es überhaupt einmal in der Ganglienzelle feststellen zu können. Es lag dann »diffus« darin, und »nur einzelne allerfeinste Körnchen werden in dieser mehr einheitlich gefärbten Masse sichtbar«. Wenn die Tiere hungerten, so verschwand das Ganglienzellglykogen meist schon in den ersten Tagen. — Bei Tieren im Winterschlaf waren reichliche Mengen von Glykogen vorhanden. Eine eigenartige Erscheinung war es, daß während der ersten Wintermonate die Glykogenmenge nicht konstant war, sondern fluktuierte, was dadurch zum Ausdruck kam, daß jeweils gleichzeitig getötete Tiere eine wechselnde Glykogenmenge besaßen. Diese Erscheinung führte **Erhard** weniger auf individuelle Unterschiede zurück, als darauf, daß im Anfange des Winterschlafs eine ständige Neubildung von Glykogen aus Reservequellen andrer Art vor sich gehe. Von Februar an war dann bei allen Tieren eine ziemlich regelmäßige Abnahme ihrer Glykogenmenge zu konstatieren. Ende April oder Anfang Mai, also am Ende des Winterschlafs, waren die Nervencentren glykogenfrei. — Es sei hier kurz wiedergegeben, welches Bild nach **Erhards** Beschreibung die Ganglienzelle in den ersten Monaten des Winterschlafs darbot. **Erhard** fand sie oft völlig mit Glykogen beladen. »Große und kleine Kugeln oder eiförmige Bildungen liegen in allen Orten des Zellplasmas zerstreut. Immer stellen sie sich in konzentrischen Kreisen ein, ein Erscheinen, das wohl durch die Anwesenheit konzentrischer Fibrillen bedingt ist. Obwohl auch der Zellkörper im engeren Sinne Glykogen beherbergt, so ist doch der Hauptsitz dessen der Ansatz des Achsencylinders. Hier ist es dann sowohl in Form längsreihiger Kügelchenketten aufgestapelt, die den Zügen der Neurofibrillen angelagert zu sein scheinen, als auch in Form größerer, stets langgestreckter Schollen, die, wie es den Anschein nimmt, mehr die dazwischen befindlichen freien Räume einnehmen.« — Irgend einen Unterschied im relativen Mengenverhältnis des Glykogens zwischen großen und kleinen Zellen konnte **Erhard** nicht feststellen.— **Erhards** Tafelfigur 33 zeigt ein Stück der Ganglienmasse eines Ende Februar getöteten Tieres. Die Glykogenkörnchen liegen als feine, gleich große Kügelchen spärlich an einem Pol der Zelle. Die von mir dargestellten Zellen (Taf. I, Fig. 12 und 13) sind dem Ganglion einer Ende März getöteten Schnecke entnommen. Sie enthalten im Vergleich mit den in Fig. 33 bei **Erhard** abgebildeten Zellen viel Glykogen. Zwei gleichzeitig getötete Schnecken zeigten in den Ganglienzellen überhaupt kein Glykogen, wenig in der Glia, ziemlich viel dagegen in dem umhüllenden Bindegewebe. Es scheint danach also selbst gegen Ende des Winterschlafes die Glykogenmenge bei den einzelnen Individuen noch stark zu variieren.

Erhard stellte fest, daß die Glykogenmenge der Ganglien stets gleichen Schritt mit derjenigen in andern Organen des Körpers hielt, woraus hervorgeht, daß es nicht die spezielle Nervenfunktion ist, die ihren Reichtum bestimmt, sondern die Allgemeinernährung des Körpers. Jedenfalls ist darum aber die Tatsache, daß auch die Ganglienzellen die zu ihrer Ernährung nötigen Reservestoffe in sich niederlegen können, nicht minder interessant.

Centrosom und Sphäre.

In den Ganglienzellen sowohl einer Reihe von Wirbeltieren wie auch von Wirbellosen sind von verschiedenen Autoren Bildungen beschrieben worden, die an Centrosomen erinnerten. Einige dieser Bildungen haben sich durch spätere Nachprüfung als durch irgendwelche andre Strukturen des Cytoplasmas vorgetäuscht oder als Fixierungsprodukte erwiesen, für andre ist dieser Beweis nicht erbracht worden. Die Frage, ob der Ganglienzelle ein Centrosom zukommt, ist mithin noch nicht entschieden.

Die Literatur über das Centrosom der Ganglienzelle ist sowohl von Legendre (1908—1909) wie auch von Erhard (1912) ausführlich besprochen worden; es soll darum an dieser Stelle nur auf die centrosomenartigen Bildungen, die bei den Gasteropoden gesehen worden sind, eingegangen werden. 1904 beobachtete Rohde bei *Tethys leporina* Centrosomen und Sphären, Merton konnte jedoch 1907 bei seinen Untersuchungen bei dem gleichen Tier nichts von den Rohdeschen Sphären finden; ebensowenig Legendre, der zwar nicht *Tethys* selbst, sondern eine Reihe von nahe verwandten Formen daraufhin untersuchte.

Bei *Helix pomatia* wurden schon 1896 und 1898 von Mac Clure Centrosomen mit Sphären beschrieben. Mac Clure fand sie in einigen kleinen Ganglienzellen, deren Kern an der nach dem Achsenfaserpol gerichteten Seite etwas abgeplattet oder eingedellt war. Dort bemerkte er dicht am Kern oder etwas weiter von ihm entfernt ein rundes, scheibenförmiges Gebilde, das sich durch seine feinkörnige Struktur vom übrigen, gröberen Cytoplasma unterschied. Es war gegen das Cytoplasma deutlich abgegrenzt; oft war eine feine helle Zone um die Scheibe herum zu beobachten. Im Innern der Scheibe konnte Mac Clure zwei oder drei kleine Körnchen erkennen, welche sich dunkler färbten als die im Cytoplasma liegenden chromatophilen Körnchen. Er hielt sie für Centrosomen. Um die Scheibe herum war die chromatophile Substanz dichter gelagert als an andern Stellen des Cytoplasmas, und oft lagen dort auch zahlreiche Pigmentkörner.

Legendre gelang es 1906 bei *Helix* ähnliche Gebilde zu finden, wie Mac Clure sie beschrieben hat. Seine Tafelfigur 10 (Pl. XV) gibt eine Zelle wieder, die an der Ursprungsstelle der Achsenfaser, und zwar etwas seitwärts, also genau an der von Mac Clure bezeichneten Stelle ein helles kreisförmiges Gebilde enthält. Dieses besaß nach Legendres

Beschreibung eine fein fibrilläre oder netzartige Struktur und war etwas stärker färbbar als das übrige Cytoplasma. Es wurde von einer auffallend großen Anzahl von Pigmentkörnern umgeben, die ihm eine scharfe Kontur gaben. Aus diesem Haufen von Pigmentkörnern gingen Körnchenreihen hervor, die ringsum ins Cytoplasma ausstrahlten. In einer andern Zelle (Fig. XI bei LEGENDRE) war die Anhäufung von Pigment um das fragliche sphärenartige Gebilde herum noch auffallender, besonders dadurch, daß einzelne der Pigmentkörner eine ungewöhnliche Größe hatten. LEGENDRES Fig. XII zeigt eine Zelle, in welcher drei von den sphärenartigen Gebilden liegen; zwei davon haben die gewöhnliche runde Form, das dritte ist unregelmäßig gestaltet. — Die Zellen, welche Sphären enthielten, fand LEGENDRE stets von einem anormal stark entwickelten Neurogliagewebe umhüllt. Besonders zahlreich lagen die Neurogliazellen in der Nähe der »Sphäre«, wo auch häufig Einwucherung von Gliafasern und Kernen zu beobachten war. Die von MAC CLURE beschriebenen »Centrosomen« fehlten der »Sphäre« meistens. Zwar sah LEGENDRE auch Körnchen innerhalb derselben liegen, doch waren diese unregelmäßig angeordnet und den außen liegenden Pigmentkörnchen durchaus gleich. Die ganze Struktur machte daher auf LEGENDRE sehr wenig den Eindruck einer Attraktionssphäre mit ihrem Centrosom, viel eher schien sie ihm ein pathologisches Gebilde zu sein, wofür besonders die Pigmentanhäufungen und die Gliaeinwucherungen in ihrer Nähe sprachen.

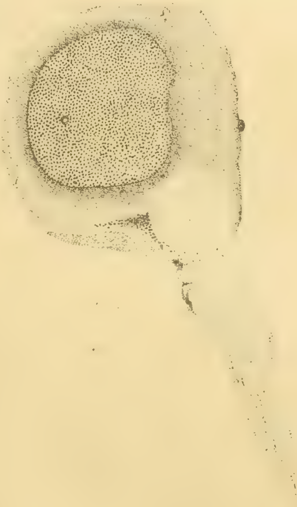


Fig. 53.

Mittelgroße Zelle aus dem Pedalganglion mit runder homogener Cytoplasmaregion im Achsenfaserpol. 5 μ. Formol-Kupfersulfat, Hämatoxylin. Oc. I. Obj. 7. Vergr. 443. Auf $^4/_5$ verkleinert.

ERHARD hat in der *Helix*-Ganglienzelle niemals Bildungen wahrgenommen, welche auch nur entfernt an Centrosomen erinnerten.

Das einzige Gebilde von einiger Ähnlichkeit mit den von MAC CLURE und LEGENDRE beschriebenen »Sphären«, das ich bei Durchsicht zahlreicher Schnittserien gefunden habe, ist in der Textfig. 53 wiedergegeben. Die Figur zeigt im Achsenfaserpol der Zelle eine kreisförmige, helle Cytoplasmaregion, von fast homogenem Aussehen; bei starker Vergrößerung ließ sich jedoch erkennen, daß sie eine feinreticuläre oder wabige Struktur hatte, wie es Legendre für die von ihm beschriebenen Sphären angegeben hat. Sie ist von gröberem Cytoplasma umgeben, das chromatophile Körnchen und Pigment enthält. Auf dem folgenden Schnitt ließ sich eine kleine Gruppe von dunklen Körnchen erkennen, die innerhalb der kreisförmigen Cytoplasmaregion lag. — Die von mir beobachtete sphärenartige Bildung hat am meisten Ähnlichkeit mit der von Mac Clure auf Fig. 22 abgebildeten Sphäre. Sie unterscheidet sich jedoch von ihr, sowie von den andern entsprechenden Gebilden dadurch, daß sie nicht allseitig von chromatophiler Substanz und von Pigment umschlossen ist, sowie durch ihren größeren Umfang. Was stellt diese helle Protoplasmamasse vor? Aus Textfig. 53 geht klar hervor, daß sie mit der Achsenfaser in Zusammenhang steht, und zwar ein in den Zellkörper hineingeschobener Teil des Plasmas derselben, ein sog. Polkegel ist, der sich vom Plasma des Zellkörpers durch feinere Struktur unterscheidet. (Vgl. unter Grundstruktur des Cytoplasmas S. 153.) Es fragt sich, ob nicht vielleicht auch die von den beiden andern Autoren beschriebenen Sphären in gleicher Weise zur Achsenfaser in Beziehung gebracht werden könnten. Auffallend ist jedenfalls, daß die Mac Clureschen Sphären immer am Achsenfaserpol der Zelle auftreten, wenn auch etwas seitlich davon. Ebenso liegt auch das auf Legendres Tafelfigur 10 dargestellte Gebilde am Achsenfaserpol, während für die übrigen von ihm beschriebenen Sphären die genaue Angabe über ihre Lage fehlt. Nun erscheint es mir allerdings zweifelhaft, ob die von Legendre beschriebenen Sphären dasselbe sind, wie die Sphären Mac Clures. Die abnorme Anhäufung von Pigment an ihrer Peripherie, sowie der Reichtum an Gliaelementen, die zum Teil in die Zelle eingewuchert waren, macht es wahrscheinlich, daß Legendre pathologische Bildungen vor sich hatte; die von Mac Clure abgebildeten Zellen machen dagegen einen durchaus normalen Eindruck.

Marburg, im Oktober 1916.

Literaturverzeichnis.

BARFURTH, Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.

F. BEST, Über Karminfärbung des Glykogens und der Kerne. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XXIII. 1906.

BIALKOWSKA und KULIKOWSKA, Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau (math.-naturw. Klasse. Serie B). 1912.

A. BOCHENEK, L'anatomie fine de la cellule nerveuse d'Hélix pomatia. C. R. Ass. des Anat. 3. Session. Lyon 1901.

— Contribution à l'étude du système nerveux des Gastéropodes (Hélix pomatia). Le Névraxe Louvain. Tome III. 1901.

L. BÖHMIG, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden. Helix pomatia und Limnaea stagnalis. Inaug.-Dissert. Leipzig 1883.

R. BUCHHOLZ, Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süßwassermollusken. Arch. Anat. Physiol. 1863.

BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

EIMER, Zur Kenntnis vom Bau des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.

H. ERHARD, Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei Helix pomatia nebst Bemerkungen über seine Bedeutung bei Wirbellosen im allgemeinen. Verh. der zool. Gesellsch. 22. Versammlung.

— Glykogen in Nervenzellen. Biol. Zentralblatt. Bd. XXXI. 1911.

— Studien über Nervenzellen. I. Allgemeine Größenverhältnisse, Kern, Plasma und Glia. Nebst einem Anhang: Das Glykogen im Nervensystem. Arch. f. Zellforschung. Bd. VIII. Leipzig 1912.

FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.

WL. GARIAEFF, Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden. I. Subösophagealganglienmasse von Octopus vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.

R. GOLDSCHMIDT, Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. III. Teil. Festschr. z. 60. Geburtstag R. HERTWIGS. Bd. II. Jena 1910.

B. HALLER, Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Ein Beitrag zur stufenweisen Entfaltung dieser bei den Achordaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXI. 1913.

J. HAVET, Note préliminaire sur le système nerveux des Limax. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

— L'état moniliforme des neurones chez les Invertébrés avec quelques remarques sur les Vertébrés. La Cellule. T. XVI. 1899.

M. HEIDENHAIN, Plasma und Zelle. Bd. I und II. Jena 1907 und 1911.

H. HELD, Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Archiv von HIS. I. 1895. II. 1897. III. Supplement 1897.

E. Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius. Anat. Hefte. Bd. XII. 1899.

— Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XV. 1900.

— Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

— Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII. 1902.

Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie. Bd. IV. Jena 1889.

Kopsch, Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und andern Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzungsbericht der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Bd. XL. 1902.

R. Legendre, Sur la présence de granulations dans les cellules nerveuses d'Hélix aspersa et leur cylindraxe. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVIII. 1905.

— Sur la nature du Trophospongium des cellules nerveuses d'Hélix. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVIII. 1905.

— Nature pathologique des canalicules de Holmgren des cellules nerveuses. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LIX. 1905.

— Sur les modifications des cellules nerveuses d'Hélix pomatia pendant l'asphyxie par immersion. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LX. 1906.

— Sur un nouveau détail de la structure des cellules nerveuses d'Hélix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LX. 1906.

— A propos du centrosome des cellules nerveuses. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LX. 1906.

— Sur la présence de neurofibrilles dans les cellules nerveuses d'Hélix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LXI. 1906.

— De quelques détails de structure des cellules nerveuses d'Hélix pomatia. C. R. Ass. Anat. 8. Réun. 1906.

— A propos des mitochondries des cellules nerveuses: granulations diverses des cellules nerveuses d'Hélix. C. R. Ass. Anat. 10. Réun. 1908.

— Granulations des cellules nerveuses d'Hélix décelables par l'acide osmique. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LXIV. 1908.

— Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse. La cellule nerveuse d'Hélix pomatia. Arch. Anat. Microsc. Paris. Tome X. 1908—1909.

— Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

— A propos du pigment des cellules nerveuses d'Hélix pomatia. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LXXIV. 1913.

v. Lenhossek, Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl. 1895.

Lubosch, Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies. Habilitationsschrift. Jena 1902.

Ch. F. W. Mac Clure, On the Presence of Centrosomes and Attraction Spheres in the Ganglion cells of Helix pomatia with Remarks upon the Structure of the Cell Body. Princeton College Bull. VIII. 1896.

— The finer Structure of the Nerve Cells of Invertebrates. 1. Gasteropoda. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. XI. 1898.

Marcora, Über die Beziehungen zwischen dem Binnennetze und den Nissl-Körperchen in den Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XXXV. 1910.

H. Merton, Über den feineren Bau der Ganglienzellen aus dem Centralnervensystem von Tethys leporina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII. 1907.

Moglia, Sul significatione funzionale del pigmento nei gangli nervosi dei Molluschi gasteropodi. Arch. Z. Napoli. Vol. IV (zit. nach Legendre).

Th. H. Montgomery, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphology. Vol. XV. 1898.

B. de Nabias, Structure du système nerveux des Gastéropodes. C. R. Soc. Biol. 9. sér. Tome V. 1893 (Mémoires).

— Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Actes de la Soc. Linn. Bordeaux. T. XLVII. 1894.

A. Nemiloff, Beobachtungen über die Nervenelemente bei Ganoiden und Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII. 1908.

Obersteiner, Anleitung zum Studium des Baues nervöser Centralorgane. Leipzig-Wien 1896.

— Bemerkung zu dem Aufsatze des Herrn Vladislav Ruzicka zur Histologie der Nucleolen der centralen Nervenzellen. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. XV. 1898.

P. Obst, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 1899.

M. Pflücke, Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895.

G. Poluszynski, Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und einige andre Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. Anzeiger der Akad. d. Wiss. in Krakau (math.-nat. Klasse. Ser. B). 1911.

M. Popoff, Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.

Ramon y Cajal, La fine structure des centres nerveux. Proc. Roy. Soc. Vol. LV. 1894.

— Allgemeine Betrachtungen über die Morphologie der Nervenzelle. Arch. Anat. 1896.

E. Rohde, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

— Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

— Ganglienzelle, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.

— Die Ganglienzelle. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV. 1898

— Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Über eigenartige aus der Zelle wandernde Sphären und Centrosomen, ihre Entstehung und ihr Zerfall. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV. 1903.

— Die Sphärenbildungen der Ganglienzellen. Zool. Anz. Bd. XXVIII. 1904.

— Untersuchungen über den Bau der Zelle. III. Die Entstehung von Mitochondrien und Chondriokonten aus eigenartigen intra- und extracellulären Sphären (Idiozomen). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.

— Untersuchungen über den Bau der Zelle. IV. Zum histologischen Wert der Zelle. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVIII. 1905.

RUZICKA, Ein Beitrag zur Untersuchungsmethodik und zur Histologie der Nucleolen der centralen Nervenzellen. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. XIV. 1897.

— Zur Geschichte und Kenntnis der feineren Struktur der Nucleolen von centralen Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

O. SCHRÖN, Über das Korn im Keimfleck und in dem Kernkörperchen der Ganglienzellen bei Säugetieren. In: MOLESCHOTT, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. IX. 1865.

H. SCHULTZE, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.

SMALLWOOD und ROGERS, Studies on Nerve Cells. I. The Molluscan Nerve Cell, together with Summaries of Recent Literature on the Cytology of Invertebrate Nerve Cells. Journ. of Comp. Neurol. and Psychol. Vol. XVIII. 1908.

— Studies on Nerve Cells. III. Some metabolic Bodies in the Cytoplasm of Nerve Cells of Gastropods, a Cephalopod and an Annelid. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

A. SOLBRIG, Über die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gasteropoden. Leipzig 1872.

STÖHR, Lehrbuch der Histologie. Jena 1909.

W. VIGNAL, Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. Arch. Zool. expér. (Sér. 2). Tome V. 1883.

R. WEIGL, Über den GOLGI-KOPSCHschen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau (math.-nat. Klasse. Serie B). 1910.

— Zur Kenntnis des GOLGI-KOPSCHschen Apparats in den Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verh. des VIII. Internationalen Zoologenkongr. Graz 1910.

— Vergleichend cytologische Untersuchungen über den GOLGI-KOPSCHschen Apparat und dessen Verhältnis zu andern Strukturen in den somatischen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau (math.-nat. Klasse. Serie B). 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Große Zelle aus dem rechten Parietalganglion mit fünf großen und zahlreichen kleinen Nucleolen. 5 μ. FLEMMINGsche Lösung, Safranin-Lichtgrün. Oc. I. ZEISS hom. Immers. Apert. 1,30. Vergr. 714.

Fig. 2. Nucleolus mit acidophilem Centrum und schmaler basophiler Randzone. 5 μ. FLEMMINGsche Lösung, Safranin-Lichtgrün. Comp. Oc. 12. ZEISS hom. Immers. Apert. 1,30. Vergr. 1954.

Fig. 3. Nucleolus mit zwei konzentrischen Zonen und Chromatinsaum. 5 μ. Sublimat, EHRLICHS Dreifarblösung. Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 4. Nucleolus aus zwei Substanzen mit Chromatinsaum. In der basophilen Randzone Lücken mit acidophiler Substanz. Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 5. Wie Fig. 4. Die basophile Randzone enthält außerdem noch Schrönsche Körnchen.

Fig. 6. »Wurstförmiger« Nucleolus, wahrscheinlich entstanden durch Verschmelzung von vier Nucleolen, worauf die vier hellen Centren hindeuten. Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 7. Nucleolus mit zahlreichen Schrönschen Körnern, unter denen eines an Größe hervorragt, und Chromatinsaum. Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 8. Nucleolus mit zwei großen und einigen kleinen Schrönschen Körnern und Chromatinsaum. Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 9. Nucleolus mit einem großen centralen Schrönschen Korn. Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 10. Große Zelle aus den Eingeweideganglien mit starker Pigmentanhäufung am Achsenfaserpol. (Vgl. Textfig. 43, die einen Schnitt durch dieselbe Zelle darstellt.) 5 μ. Sublimat, Safranin-Lichtgrün. Oc. I. Zeiss hom. Immers. Apert. 1,30. Vergr. 714.

Fig. 11. Anordnung der Nissl-Substanz (blau) und des Pigments (gelb) am Achsenfaserpol und in der Achsenfaser einer großen Zelle des Pedalganglions. 5 μ. Sublimat, Toluidinblau. Oc. III. Zeiss hom. Immers. Apert. 1,30. Vergr. 984.

Fig. 12. Kleine Zelle aus dem Cerebralganglion mit Glykogenkörnern (rot). 5 μ. v. Kemnitzsche Lösung, Bestsches Karmin, Lyoner Blau. Comp. Oc. 8 Zeiss hom. Immers. Apert. 1,30. Vergr. 1290.

Fig. 13. Zwei Zellen aus dem Cerebralganglion mit Glykogenkörnern (rot) und Pigment (schwarz). 5 μ. v. Kemnitzsche Lösung, Bestsches Karmin. Lyoner Blau. Comp. Oc. 8. Zeiss hom. Immers. Apert. 1,30. Vergr. 1290.

Die dorsale Stammuskulatur des Frosches während der Metamorphose.

Von

Helene Müller
aus Hilchenbach (Westf.).

Mit 2 Figuren im Text und Tafel II—IV.

Während der Metamorphose erfährt die dorsale Stammuskulatur des Frosches eine weitgehende Veränderung: aus dem Fischmuskeltypus entwickelt sich der Muskulaturtypus der höheren Wirbeltiere.

Sowohl der Fischmuskeltypus der Froschlarve, als auch seit Zenkers Batrachomyologia, die Anatomie des ausgebildeten Frosches, sind bekannt und ausführlich beschrieben. Die Veränderungen in der dorsalen Stammuskulatur während der Metamorphose sind nur ihrem allgemeinen Verlauf nach bekannt. Über die speziellen morphologischen Vorgänge finden sich, ebenso wie über die histiologischen Einzelheiten des Metamorphosenprozesses an der Rückenmuskulatur, nur sehr wenig Angaben in der Literatur.

Steinheim (19) und Goette (7) haben die Tütenform der Fischmuskeln bei der Froschlarve ausführlich beschrieben. In dem Ruderschwanz besitzt die Larve das typische Lokomotionsorgan der Fische. Die Fischmuskelform setzt sich aber auch in den Rückenmuskeln bis zum Schädel fort. Nach Stannius (18) und Goette besteht die dorsale Larvenmuskulatur vom Schwanzende bis zum Kopf in ihrer ganzen Länge aus zwei Muskelmassen, einer oberen und einer unteren. Diese sind durch die Anlagen der Wirbelquerfortsätze getrennt und in ganzer Ausdehnung von meist geschwungenen Ligamenta intermuscularia durchsetzt.

A. Schneider (17) sieht den Unterschied zwischen Larvenmuskulatur und Muskulatur des erwachsenen Frosches in dem Vorhandensein von interligamentalen Fasern bei der Larve und von interostealen Fasern beim erwachsenen Frosche. Mit Ausnahme der Insertion am

Vorderende des Körpers ziehen die interligamentalen Fasern nur von Ligament zu Ligament, ohne an Knochen oder Knorpel der Wirbelsäule Ansatz zu nehmen. Im Gegensatz dazu steht beim erwachsenen Frosch der Typus der interostealen Muskel, die von Knochen zu Knochen des Skelettes ziehen. Außer den interostealen Muskeln hat der erwachsene Frosch noch die langen Rückenmuskeln, die jeweils nur am vorderen und hinteren Körperende von Knochen entspringen, sich in ihrer ganzen übrigen Ausdehnung aber von den darunter liegenden interostealen Muskeln abheben lassen. Auch sind die Fasern des langen Rückenmuskels den Körpersegmenten entsprechend geteilt. STANNIUS hat ebenfalls die Rückenmuskulatur der entwickelten Batrachier beschrieben. Danach besteht sie aus sehr unvollkommen gesonderten, von schrägen und geschwungenen Ligamenta intermuscularia durchsetzten Längsmuskeln, welche die freien Enden der meisten Querfortsätze mit Ausnahme solcher, die sehr verbreitert und von den dorsalen Muskeln bei weitem nicht in ganzer Ausdehnung bedeckt sind, umfassen, und aus Systemen kleiner tiefer Bündel, welche zwischen einzelnen Wirbelfortsätzen liegen (Mm. interobliqui und intertransversarii).

v. KLEIN (8) und ECKER-GAUPP (4) geben ausführliche anatomische Beschreibungen der Muskeln. Nach beiden zieht der lange Rückenmuskel als Longissimus dorsi vom Hinterhaupt seitlich von den Proc. spin. abwärts bis ans Ende des Os coccygis. v. KLEIN beschreibt zwischen verschiedenen Wirbelfortsätzen drei verschiedene Muskelgruppen: Mm. interobliqui, intertransversarii und interspinales. Die beiden ersten Gruppen finden sich bei ECKER-GAUPP als Intercrurales und Intertransversarii. Eine den Interspinales entsprechende Gruppe beschreibt ECKER-GAUPP nicht. Als Coccygeo-lumbaris bezeichnet v. KLEIN einen unter dem hinteren Ende des Longissimus dorsi liegenden Muskel, dessen innerer Teil an der Seite des Os coccygis entspringt und sich an die hintere Seite des Proc. obliq. des 8. Wirbels inseriert, während der äußere Teil frei am Coccygeo-iliacus in die Höhe geht und breit den unteren Rand des Proc. transvers. des 9. Wirbels umfaßt. Nach ECKER wird dieser Muskel, den er als Coccygeo-sacralis bezeichnet, von den hintersten Intercrurales und den hintersten Intertransversarii, die vom 9. Wirbel kommen, gebildet. Den übrigen Raum zwischen Os coccygis und dem langen Os ileum füllt nach beiden Autoren der Coccygeo-iliacus aus. Während v. KLEIN als Ileo-lumbaris einen Muskel beschreibt, der an der Spitze des Ileum entspringt und an den Proc. transvers. des 8.—5. Wirbels ansetzt, stellt nach ECKER der Ileo-lumbaris eine große Muskelmasse dar, die er in eine Pars medialis und Pars lateralis teilt. Die Pars medialis zieht dorsal über die Querfortsätze bis zu dem des 4. Wirbels hinweg, so daß die Intertransversarii als die tiefsten Schichten dieser Muskelmasse erscheinen. Die Pars lateralis umgreift die Spitzen und Ventralflächen der Proc. transvers. Bis zum 7. Wirbel verläuft der hinterste Teil dieser Muskellage unsegmentiert.

Die Bezeichnungen von Ecker-Gaupp haben sich am meisten eingebürgert. Auch sind bei Ecker-Gaupp die zahlreichsten und genauesten Abbildungen vorhanden.

Die Vorgänge der Metamorphose an den Rückenmuskeln der Batrachier werden von den verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise dargestellt.

Steinheim beschreibt als wesentlichsten Vorgang die Umwandlung der Seitenmuskel der Fische in die Längsfasermuskel höherer Wirbeltiere. Bis zum vollständigen Schwund des Schwanzes bleibt die Fischmuskelform erhalten, darauf erkennt man sie nur noch an schwachen und nicht mehr so regelmäßigen Querlinien. Zugleich haben diese Linien ihren Winkel mit der Mittellinie des Rückens verändert; der ehemals nach vorn spitze Winkel hat sich in einen rechten verwandelt. Den Mechanismus dieser Veränderung erläutert Steinheim nicht weiter. Infolge der Ausbildung des Steißes kommt es zur Neubildung zweier Muskelgruppen, die beide an der Spitze des Os ileum ihren Ansatz nehmen. Steinheim unterscheidet eine nach oben ziehende Muskelgruppe, dem Quadratus lumborum vergleichbar, und eine nach abwärts sich erstreckende, die den Glutaei entspricht. Eine Beschreibung der Entstehungsart der neuen Muskel fehlt.

Stannius spricht nicht von der Entstehung neuer Muskel, er betont nur neben dem Schwinden der Schwanzmuskulatur die bedeutende Reduktion der unteren Rumpfmuskel. Reste derselben bestehen nur in paarigen, zwischen der hinteren Strecke der Wirbelsäule und dem Os ileum gelegenen Muskeln (M. quadrati lumborum Dugès, M. ileolumbales Klein) und in den vorderen Mm. recti capitis laterales.

Nach Goette besteht die Metamorphose in einer topographischen Umlagerung der Muskelmasse. Nachdem es zur Ausbildung der Wirbelbögen und Querfortsätze und damit zur Trennung der dorsalen Muskelmasse in eine obere und untere Lage gekommen ist, werden die Wirbelbögen sowohl von oben wie unten her etwas zusammengedrückt, und die Querfortsätze nehmen ihre endgültige horizontale Stellung ein. Demzufolge legen sich die oberen Muskelhälften aus der Höhe medianwärts auf die Wirbelbögen um und verbinden sich mit ihnen in ihrer ganzen Breite. Die lateralen Teile werden von den lateralwärts auswachsenden Rippenfortsätzen mitgenommen und so nach außen gelagert. Dadurch vermehren sich auch die Befestigungspunkte der Muskeln an den Rippenfortsätzen. Auf ähnliche Weise wird die untere Lage der dorsalen Stammuskeln flacher und breiter und zuletzt in ihrer ganzen Masse unter die Rippenfortsätze verschoben. Infolge dieser Abflachung der Muskelplatten sind auch die aufrechten Scheidewände bedeutend reduziert und in breite platte Sehnen verwandelt worden, die in ihrer ganzen Ausbreitung mit den Skeletteilen zusammenhängen. In den oberflächlichsten Schichten der oberen Lage bleiben freie Sehnen bestehen oder sie verschwinden ganz, wodurch einzelne Muskelabschnitte miteinander verschmelzen, wie z. B. hinter dem 9. Wirbel in der ganzen Masse der daselbst erhalten bleibenden Stammmuskeln, wozu drei bis vier Segmente beitragen.

Goette läßt nun im weiteren Verlaufe der Umbildung der dorsalen Muskulatur aus der oberflächlichen mit Inscriptiones tendineae versehenen Masse den Longissimus dorsi (Ecker), aus den tieferen Schichten der oberen Lage die Mm. intercrurales und intertransversarii superiores, endlich aus der ganzen unteren Stammuskellage die Mm. intertransversarii inferiores hervorgehen. Da bei den Intertransversarii vom 2.—9. Wirbel der Faserverlauf in beiden Schichten gleich gerichtet bleibt, ist die Zweiteilung hier nicht so deutlich. So erklärt Goette, warum von den meisten Autoren, z. B. Ecker, nur eine Lage der Intertransversarii unterschieden wird. Hinter dem 9. Wirbel bleiben die Fortsetzungen der Mm. intertransversarii für immer durch eine dreieckige Bindegewebsplatte in eine obere und eine untere Portion getrennt. Die erstere verbindet sich mit der Fortsetzung der Mm. intercrurales zum Coccygeo-sacralis, in der anderen, oder dem Ende der Stammuskellage, stellt sich der Faserverlauf allmählich schräg nach außen und abwärts, so daß endlich die vorderen Muskelenden am Hüftbein und die hinteren am Steißbein sich befestigen: so entsteht der M. coccygeo-iliacus. Mit Rücksicht auf die wenngleich vorübergehende Gliederung der Rippenfortsätze unterscheidet Goette die äußeren Teile der Intertransversarii, die an den Rippen befestigt sind, als Mm. intercostales superiores und inferiores von den eigentlichen Intertransversarii. Wie die Sonderung dieser Muskelgruppen im einzelnen vor sich geht, hat Goette nicht beschrieben.

Hingegen macht Goette genauere Angaben über die Entstehung des Ileo-lumbaris, der nach ihm vom Ileum an der Seite der Rippenfortsätze entlang bis zum 4. Wirbel verläuft. Er entsteht als Extremitätenmuskel aus der äußeren Segmentschicht und kommt später unter Erzeugnisse der inneren Segmentschicht, die lateralen Ränder der Intertransversarii, zu liegen. Seine Fasern entstehen durch Verschmelzung mehrerer Zellen, wodurch keine wesentliche Vermehrung der Masse hervorgerufen wird, wie es bei dem Auswachsen einer jeden Zelle zu einer einzelnen Muskelfaser der Fall wäre.

A. Schneider (17) stellt die Metamorphose der Rückenmuskulatur dar als Resorption sämtlicher larvaler interligamentaler Fasern und Neubildung sowohl der interostealen wie der langen Rückenmuskeln. Die Mm. intertransversarii und interspinales sollen, während die Knochen der Wirbelsäule sich bilden, wahrscheinlich schon vorher entstehen. Aber auch innerhalb der Larvenmuskulatur an den Rändern, welche der medianen Rückenlinie zunächst liegen, entwickeln sich neue Muskelfasern. Diese bilden den Extensor dorsi communis. Beim Übergang in den definitiven Zustand schwindet zunächst der Schwanz, darauf die übrige interligamentale Larvenmuskulatur, welche die Wirbelsäule umhüllte. Weitere Einzelheiten über die Entstehung der neuen Muskeln fehlen. Auch Dugès macht vom gesamten Metamorphosenprozeß der Rückenmuskulatur keine ausführlichen Angaben.

Sehr viel zahlreicher als über die morphologischen Vorgänge sind die Angaben über die histiologischen Prozesse, denen die Muskelfasern bei der Metamorphose unterworfen sind. Dazu kommen noch die zahlreichen Untersuchungen über Muskelbildung und Muskeldegeneration überhaupt. A. Schneider (17) macht über die histiologischen Vorgänge nur gelegentliche allgemeine Angaben. Beim Untergang der interligamentalen Fasern zerfällt danach die fibrilläre Substanz in Trümmer, um sich später aufzulösen. Die Muskelneubildung beschreibt Schneider beim Extensor dorsi communis: Innerhalb der Fascien der Larvenmuskeln entstehen neue Muskelfasern, die sich von den alten untergehenden auf Querschnitten leicht durch die Kleinheit ihrer Primitivbündel und die stärkere Lichtbrechung unterscheiden. Als Erster hat S. Mayer (11) die zerfallende Muskelfaser beschrieben und als sarcolytisch bezeichnet. Danach erfolgt innerhalb des Sarcolemmschlauches zunächst ein Auseinanderweichen der Muskelsäulchen. Dadurch, daß diese Säulchen darauf der Quere nach entzwei brechen, entstehen quergestreifte Muskelbruchstücke verschiedenster Gestalt, die Mayer als Sarcolyten bezeichnet. Allmählich geht die parallel zur Längsachse der Muskelfaser angeordnete Lagerung der Sarcolyten verloren, und es entsteht eine unregelmäßige Anordnung derselben innerhalb des Sarcolemma. Die Querstreifung geht verloren, die fibrilläre Substanz wird in eine dem Sarcoplasma vielleicht ähnliche oder sogar identische Substanz verwandelt, und schließlich erscheinen die Sarcolyten als homogene glänzende Gebilde, die in Zellen eingeschlossen sein können. Mayer konstatiert amöboide Beweglichkeit dieser Zellen, läßt aber die Frage offen, ob es sich um Leucocyten handelt, welche die Muskelfragmente aufgenommen haben, oder ob der Muskelinhalt durch Zerklüftung direkt in amöboide Zellen mit eingeschlossenem Kern verwandelt worden ist. Schließlich läßt er die Muskelreste als Zellen ins Blut gelangen, wo sie zum Aufbau des Organismus verbraucht werden.

Der Deutung dieser Muskelbilder als Zerfallsprodukte der Muskelfasern schlossen sich Loos (9) und Barfurth (1a) an. Damit trat die bis dahin vorherrschende Margo (10)-Panethsche (15) Sarcoplastentheorie in den Hintergrund, nach der diese Muskelbilder Neubildungserscheinungen postembryonaler Muskelfasern sein sollten.

Die auch von Mayer offengelassene Frage des Abbaues der Sarcolyten durch Leucocyten oder Auflösung in der Körperflüssigkeit ist auch durch die späteren Arbeiten zu keiner allgemein gültigen Lösung gebracht worden.

Barfurth (1a) und Bataillon (2) sprechen sich für eine Beteiligung von Leucocyten in der Rolle von Phagocyten aus. Letzterer betrachtet die Phagocytose allerdings nur als facteur accessoire. Loos (9) läßt die Auflösung der Muskelbruchstücke in der Körperflüssigkeit ohne Phagocytose vor sich gehen. Metschnikoff (12) endlich nimmt eine intracelluläre Verdauung innerhalb der phagocytären Muskelbruchstücke an.

In seiner allgemeinen Darstellung von Muskelbildung und Muskeldegeneration kommt Schaffer (16) zu dem Schluß, daß der Zerfall von Muskelfasern durch einen normalen physiologischen Vorgang eingeleitet wird. Durch Kontraktion kommt es zur Entstehung von Verdichtungsknoten. Der weitere Verlauf der Degeneration kann sich verschieden gestalten, je nachdem es sich um ein Wachstum in die Länge oder um Bildung neuer Fasern handelt. Es kann entweder nur der äußere fibrilläre Mantel der Faser zerfallen, so daß Faserteile als kernhaltiger axialer Protoplasmastrang übrig bleiben, oder die Fasern brechen im weiteren Verlauf der Degeneration an den Verdichtungsknoten ganz durch. Dadurch entstehen die Sarcolyten als längere oder kürzere Bruchstücke der Muskelfasern. Schließlich kommt es zur vollständigen Einschmelzung der Sarcolyten. Schaffer macht einen

Unterschied zwischen der physiologischen Sarcolyse embryonaler Muskelfasern, die ohne Zutun von Leucocyten in der Körperflüssigkeit resorbiert werden und zwischen der Sarcolyse älterer Fasern, bei der infolge des größeren Materials Leucocyten eine Rolle spielen. Die Sarcolyse ist nach SCHAFFERS Auffassung ein normaler physiologischer Regenerationsvorgang. Ähnlich wie der Knochen, hat danach das Muskelgewebe kein gleichmäßiges Wachstum, sondern ist einem stetigen Auf- und Abbau unterworfen. Das Wachstum der Muskelfasern ist durch sarcolytischen Zerfall unterbrochen, im Anschluß an den Muskelneubildung erfolgen kann.

Eine andre Art von Degeneration an quergestreiften Muskelfasern haben ZENKER (21) und WALDEYER (20) an pathologischen Vorgängen beschrieben unter dem Namen der körnigen und wachsartigen Degeneration. Während ZENKER vor allem die Veränderungen der fibrillären Substanz betont, legt WALDEYER besonderen Wert auf die Rolle der Muskelkörperchen bei diesem Prozeß. Nach ZENKER nimmt die fibrilläre Substanz ein körniges bis wachsartiges Aussehen an. Eine Wucherung von Muskelkörperchen beobachtete er nur in einer untergeordneten Zahl von Fällen. WALDEYER dagegen sah stets eine intensive Wucherung der Muskelkörperchen, die nicht nur in der Vermehrung der Kerne, sondern auch in der Anhäufung von Protoplasma bestand. Es läßt sich nicht unterscheiden, ob das körnige Aussehen der Faser von der Veränderung der fibrillären Substanz oder vom Protoplasma der Muskelkörperchen veranlaßt ist. Infolge der Wucherung der Muskelkörperchen nimmt die Zahl der Muskelzellen derart zu, daß der gesamte Inhalt einer Muskelfaser in eine äquivalente Zahl von Zellen innerhalb des von ihm so genannten »Muskelzellenschlauches« verwandelt erscheint. Die von ZENKER als wachsartig beschriebenen Fasern läßt WALDEYER durch rein mechanische Veranlassung, nämlich starke Kontraktion affizierter Muskelfasern, zustande kommen. Während ZENKER das Zugrundegehen der Muskelkerne annimmt, konstatierte WALDEYER in allen Fällen mittels Essigsäure ihre Erhaltung.

Hingegen stimmen beide Autoren darin überein, daß es zu einer Muskelfaserneubildung innerhalb der körnig degenerierten Fasern kommt. So auffallend die reichliche Anhäufung von Muskelkörperchen in den Muskelzellenschläuchen anmuten mußte, so schreibt WALDEYER ihnen doch keinerlei Beteiligung an der Muskelfaserneubildung zu. Er beobachtete im Gegenteil häufig eine bis zur fettigen Degeneration fortschreitende Veränderung und allmähliches Zugrundegehen dieser

Zellschläuche. Die neuen Muskelfasern entstehen nach Zenker wie Waldeyer aus den Bindegewebszellen des Perimysium internum. Waldeyer dehnt den Entstehungsort auch auf die Adventitialzellen der kleinsten Gefäße und Nervenscheiden aus. Die Bindegewebszellen sollen zu spindelförmigen Zellen auswachsen, miteinander verschmelzen und schließlich am Rande Querstreifung aufweisen. Allerdings ist bei Zenker die Beobachtungsreihe nicht geschlossen.

Nach der Auffassung der meisten andern Autoren geht die regeneratorische Neubildung von Muskelfasern nur aus Elementen der alten Faser vor sich. Vornehmlich sind es die Spindelzellen, die sich von den alten Fasern abspalten. Durch Vermehrung des Protoplasmas aus der veränderten kontraktilen Substanz und durch Kernteilung sollen die abgespaltenen Spindelzellen wachsen und junge Fasern bilden (Kraske, Fraisse [6], Barfurth [1b], Bremer). Daneben stehen die Beobachtungen Neumanns (14) und Nauwercks (13), die ein Auswachsen seitens der Faserstümpfe, terminale und seitliche Knospenbildung, feststellten. Dieser Bildungsart ist der eine der beiden von Schaffer beschriebenen Typen der Muskelregeneration analog. Danach wachsen, nachdem der fibrilläre Mantel durch Sarcolyse zugrunde gegangen ist, Fasern vom axialen kernhaltigen Protoplasmastrange aus. Bei der Sarcolyse mit vollständigem Zerfall der Fasern hingegen sollen nach Schaffer Muskelkörperchen frei werden. Da diese Muskelkörperchen auswachsen und zu jungen Fasern heranwachsen sollen, bezeichnet sie Schaffer als Sarcoplasten (Barfurth, Kraske).

Das allgemeine normale Wachstum beginnt nach dem in seinen Grundzügen allgemein bekannten embryonalen Wachstumsmodus, wonach beim Dickenwachstum neue Fibrillen durch Bildung aus embryonalem Material hervorgehen. Schon in frühembryonalen Lebensstadien hört aber dieser Bildungsmodus auf. Nach Felix (5) tritt mit diesem Zeitpunkt eine Periode des Wachstumsstillstandes ein. In diese Periode verlegt Schaffer die Sarcolyse und Beschaffung neuen Bildungsmaterials durch die Sarcoplasten. Bei Wiederaufnahme des Wachstums wächst der Muskel niemals mehr nach dem embryonalen Typus des Dickenwachstums, sondern nur noch durch Längsteilung der Fasern. Diese Längsteilung von Fasern erfolgt nach Felix nur in den Weismannschen Kernreihenfasern, die von einer Bindegewebshülle umgeben sind, den Muskelknospen oder Muskelspindeln andrer Autoren. Indem die Bindegewebshülle schwindet, werden diese Gebilde zu gewöhnlichen Muskelfasern. Schaffer konstatierte Längsteilung an Fasern, ohne daß eine Bindegewebshülle vorhanden gewesen wäre.

Eine Muskelfaser bleibt dabei so lange spaltungsfähig, als sie innenständige Kerne besitzt.

Eine übersichtliche und einheitliche Darstellung derjenigen Bildungsarten, die während der Metamorphose des Frosches bei jeder einzelnen sich neu bildenden Muskelgruppe beteiligt sind, liegt nicht vor. Die mir von Prof. Dr. Goette gestellte Aufgabe, das Verhalten der dorsalen Stammuskulatur im einzelnen während der Metamorphose zu verfolgen, mußte sich naturgemäß dahin erweitern, daß ich bestrebt war, festzustellen, welche der verschiedenen histiologischen Bildungsarten der morphologischen Sonderung der verschiedenen Muskelgruppen zugrunde liegen.

A. Beschreibender Teil.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich alle Stadien von den eben aus dem Ei geschlüpften Larven bis zu entwickelten Tieren von *Rana temporaria*. Die Objekte waren meist in Alkohol, einige in Zenkerscher Flüssigkeit, andre in Kaliumbichromat und Essigsäure nach Tellyesniczky fixiert und in Alkohol gehärtet. Es wurden Paraffinschnitte in einer Dicke von 5—10 μ ausgeführt und mit Hämatoxylin Delafield und Eosin gefärbt.

Die Fischmuskelform zeigt sich bei der Froschlarve bereits bei sehr jungen Stadien abgeändert. Während starke Verschiebungen, besonders der oberen Muskelschichten, zum Achsenskelett stattfinden, wird die gesamte dorsale Larvenmuskulatur in allen ihren Teilen regeneriert.

In verschiedenen Wachstumszonen entstehen neue Muskelgruppen, die Muskeln bilden an Stellen, an denen vorher keine vorhanden waren, oder die in die alte interligamentale Muskulatur hineingeschoben werden. In dem Maße, als die alten Fasern funktionslos werden, gehen sie zugrunde, insbesondere die ganze ventrale Lage der dorsalen Muskulatur. Da auch der Longissimus dorsi, ohne ein neuer Muskel zu sein, vollkommen regeneriert wird, ist von der larvalen Muskulatur beim entwickelten Frosch nichts mehr vorhanden.

Allgemeine Gestaltsveränderung der dorsalen Gesamtmuskelmasse.

Die Rückenmuskulatur einiger wenige Tage alten Larve zeigt auf Sagittalschnitten, wie Taf. II, Fig. 1, das typische Bild des Seitenrumpfmuskels der Fische. Die einzelnen Muskelsegmente (*m*) sind tütenartig mit der Spitze nach vorn ineinander geschoben. Die Spitze der Zacken der Muskelsegmente (*m*) liegt ungefähr in der Höhe der Chorda.

Schon bei den jüngsten Stadien ist zu sehen, daß die Fischmuskelform bei der Froschlarve eine Änderung erfahren hat. Da bei der Froschlarve die dorsale Muskelmasse des Rumpfes als Lokomotionsorgan nicht in Betracht kommt, erreichen die Muskelsegmente nicht mehr die Höhe über dem Nervenrohr wie bei den Fischen. Die dorsale Muskulatur dient hier lediglich noch zur Einstellung des Rumpfes. Infolgedessen wird oberhalb des Nervenrohres in der Medianlinie des Rückens keine Sehne mehr ausgebildet, an der die obersten Muskelgruppen sich anheften könnten.

Die Muskelmasse sinkt in sich zusammen und weicht nach der Seite aus. Auf diese Weise erhält die dorsale Gesamtmuskelmasse auf Querschnitten die Gestalt eines von der Medianlinie abgebogenen Hakens, wie Taf. II, Fig. 2 zeigt. Während die Muskelplatte *m* in ihrer Hauptmasse parallel zur Höhenachse aufsteigt, sehen wir die obersten Muskelschichten *mo* infolge ihres Zusammensinkens in der Höhe des Nervenrohres fast senkrecht dazu verlaufen. Mit fortschreitendem Wachstum schreitet diese Gestaltsveränderung der Muskelplatte fort (Taf. II, Fig. 3). Die obersten Muskelgruppen heften sich an einer starken bindegewebigen Fascie (*bf* in Taf. II, Fig. 3 und 4) an. Da die obersten Muskelgruppen die Zone des intensivsten Wachstums darstellen und verstärkt durch das im gleichen Sinne wirkende Emporwachsen der Leibeshöhle, nähert sich der Muskel mit fortschreitendem Wachstum wieder mehr der Mittellinie.

Mit der Ausbildung der Wirbelbögen, die in den neben dem Nervenrohr liegenden muskelfreien Partien einen günstigen Raum zur Entwicklung finden, ist die erste Phase dieser topographischen Lageveränderung vor der Ausbildung der Wirbelquerfortsätze beendet. In Taf. II, Fig. 4, die diesem Stadium entstammt, sehen wir ein starkes bindegewebiges Septum (*s*), das vom Wirbelbogen (*u*) unter Durchquerung der ganzen Muskelplatte bis zur Innenseite des Bauchfells zieht. Durch dieses Septum ist die Gesamtmuskelmasse in eine obere (*mo*) und eine untere (*mu*) Lage getrennt. In diesem Septum haben wir zweifelsohne einen verstärkten Teil der schräg aufrecht gestellten Muskelsepten zu erblicken, die im übrigen bis auf kleine Reste im Longissimus dorsi allmählich aufgelöst werden. Die Querfortsätze wachsen in diese Sehne hinein und bringen dadurch die in der beschriebenen Anordnung der Muskelplatte eingeleitete Trennung in eine obere und untere Muskellage zum vorläufigen Abschluß. Durch das anhaltende Wachstum der oberen Lage rücken die Muskelfasern immer näher an die Wirbelbögen heran, so daß schließlich der ganze verfügbare Raum ausgefüllt wird. Nach Anheftung der Muskel am Skelett wird infolge der Abplattung der Wirbelbögen und des Wachstums der Querfortsätze die in Querschnitten schräge Anordnung der oberen Muskellagen immer mehr verstärkt, bis schließlich die flache Lage des Longissimus dorsi entsteht (Taf. III, Fig. 11). Im Zusammenhang mit diesen Vorgängen schreitet die Verkürzung der schrägen Muskelsepten zu kurzen platten Sehnen fort (Taf. II, Fig. 4, Fig. 9). Durch die Entstehung neuer Muskeln, die sich im Gegensatz zu den interligamentalen Fasern, die nur indirekt durch ihre Septen am Skelett befestigt sind, unmittelbar an das Skelett ansetzen, ist im wesentlichen der Muskeltypus der höheren Wirbeltiere erreicht. Die Stammuskulatur der Larve läßt sich zwar noch lange Zeit erkennen, doch wird besonders infolge Ausbildung der Gliedmaßen die rein segmentale Anordnung immer mehr verdeckt. Die aus den Querfortsätzen mit den zwischen ihnen entstehenden jungen Muskelgruppen gebildete Trennungsschicht, durch die die einzelnen Segmente der Larvenmuskulatur in eine obere und eine untere Lage getrennt werden, ist ursprünglich, besonders während der Bildung der jungen Muskeln nicht kontinuierlich. Sie besteht vielmehr aus Abschnitten, die in den verschiedenen Segmenten in verschiedener Höhe von unten vorn schräg nach hinten oben gerichtet sind. Dieses Verhalten ist die Folge einer von vorn nach hinten zu sich immer stärker ausprägenden, nach hinten gerichteten Verschiebung der Muskellagen gegenüber dem Achsenskelett. Die oberen Lagen der einzelnen Muskelsegmente erleiden die stärkste Verschiebung; da zudem diese Verschiebung für die einzelnen Muskelsegmente ungleichmäßig ist, erreichen, besonders gegen den Schwanz zu, nicht mehr alle Segmente die oberste Lage, sondern werden von den nach hinten verlagerten Partien der vorderen Segmente überlagert. Auch werden einzelne Segmente derart verdrängt, daß, besonders infolge der schon früh einsetzenden Resorption der Ventrallagen, nicht alle ursprünglich vorhandenen interligamentalen Muskelsegmente ihre jungen Fasern am Skelett befestigen können. Dadurch entstehen Verhältnisse, die die spätere Umgestaltung der oberen Lagen der Stammuskulatur einleiten. In der schematischen Textfig. 1 ist dieser Zustand, wie er sich nur aus Schnitten in allen Körperebenen durch Tiere dieser Stadien ergibt, dargestellt. Die vom Querfortsatz des 2. Wirbels (2) entspringende Intertransversariusgruppe *itr* zieht nicht direkt zum folgenden Querfortsatz, sondern sie gibt nur einige wenige Fasern an die Oberseite desselben ab, während ihre Hauptmasse in innigem Zusammenhang mit ihrem Muttersegment nach hinten oben bis in die Höhe der Dornfortsätze zieht. Die jungen Muskelfasern stellen hier die unterste Lage eines dorsal gelegenen ursprünglich interligamentalen Muskelsegmentes (*mo*) dar.

Auf Querschnitten durch jüngere Stadien läßt sich ein Zusammenhang der oberen Muskellage mit einer ventralen Lage feststellen. Die Zone des jungen Muskels liegt dann in der Höhe des Querfortsatzes und bildet den Übergang zwischen dorsaler und ventraler Muskellage, ohne daß weder eine scharfe Trennung der beiden Lagen, noch die Feststellung der Zugehörigkeit der jungen Muskelfasern zu einer der betreffenden Lagen möglich ist. Nach der bald darauf erfolgten Resorption der ventralen Lage können weitere junge Muskelfasern nur noch von der dorsalen Lage abgeleitet werden.

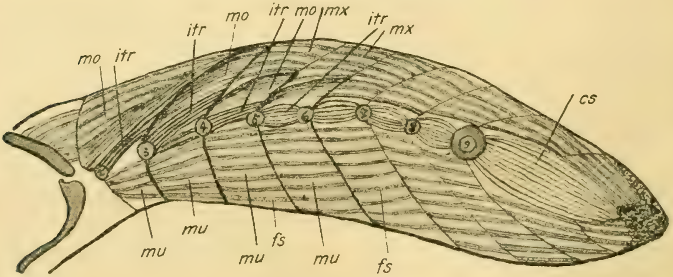


Fig. 1.

mo, obere Lage; *mu*, untere Lage; *mx*, verlagertes Muskelsegment; *itr*, Intertransversarii; *cs*, Coccygeo-sacralis; *2—9*, Querfortsätze.

In der Textfig. 1 ist eine derartige schwache ventrale Muskellage (*mu*) eingezeichnet, die in keinerlei Zusammenhang mehr mit einer oberen Muskellage zu bringen ist. Die jungen Muskelfasern (*itr*) des Intertransversarius des folgenden Segmentes haben eine ähnliche Verlaufsrichtung wie die des vorhergehenden, doch unterscheiden sie sich ebenso wie alle folgenden von dem zwischen den Querfortsätzen des 2. und 3. Wirbels ziehenden durch den Umstand, daß sie einen Teil der obersten Lage eines noch in der Gesamtanlage vorhandenen ursprünglichen interligamentalen Segmentes darstellen. Diese Segmente weisen noch eine starke unterhalb der Querfortsätze liegende Muskelmasse (*mu*) auf. Die Trennung in eine obere und untere Lage erfolgt lediglich durch das Vorhandensein der jungen Muskelfasern (*itr*), die vom Querfortsatz entspringen. Das zwischen den Querfortsätzen des 4. und 5. Wirbels gelegene Muskelsegment (*itr*) erreicht in seinen oberen Lagen nicht mehr die Höhe der Dornfortsätze, sondern ist von einer die Fortsetzung der obersten Lagen des vorhergehenden Segmentes bildenden Muskelmasse (*mx*) überlagert. In dieser Muskelmasse haben wir den Rest eines infolge der Verlagerung nach hinten vom Achsenskelett abgetrennten Muskelsegmentes zu erblicken, das nur am Aufbau des dorsalsten Rückenmuskels, des späteren Longissimus dorsi, beteiligt ist. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 5. und 6. Wirbels weist ein ähnliches Verhalten auf. Nur haben die jungen Muskelfasern, die am Querfortsatz des 5. Wirbels entspringen, in gleicher Höhe am Querfortsatz des 6. Wirbels Ansatz gefunden. Dadurch ist, wie das auch bei den folgenden Zwischenwirbellagen zu sehen ist, die Abtrennung der jungen Muskellage als eine selbständige junge Muskelgruppe, die Intertransversarii (*itr*), vollendet. Infolgedessen ist auch eine vollständige Trennung in eine obere und untere Muskellage eingetreten, so daß die über den Intertransversarii gelegenen Muskelmassen nur noch als Teile des Longissimus dorsi aufzufassen sind, ohne daß, lediglich noch aus ihrer Lagebeziehung, auf einen ursprünglichen Zusammenhang derselben mit den unteren Muskelsegmenten geschlossen werden kann. Kaudalwärts vom 9. Wirbel wird diese Trennung von der Muskelgruppe *cs*, dem Coccygeo-sacralis, durchgeführt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung schwindet die ventrale Muskellage infolge Resorption, die in Textfig. 1 durch punktierte Fasern (*fs*) als Sarcolyse angedeutet ist, vollständig. Die dorsalen Muskellagen unterliegen einem viel schwächeren Abbau, der von der Neubildung junger Muskelfasern übertroffen wird, so daß aus ihnen ein einheitlicher, vollkommen regenerierter Muskel mit ähnlicher Verlaufsrichtung der Fasern her-

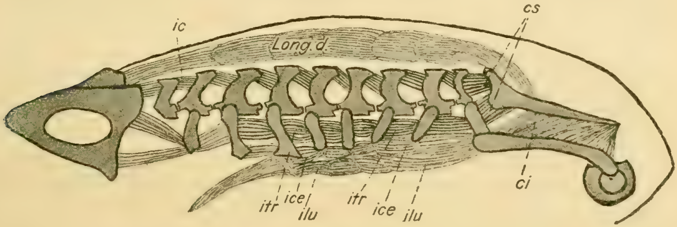


Fig. 2.

ic, Intercrustales; *cs*, Coccygeo-sacralis; *ci*, Coccygeo-iliacus; *itr*, Intertransversarii; *ice*, Intercostales externi; *ilu*, Ileo-lumbaris.

vorgeht. Der so entstandene Longissimus dorsi bildet zusammen mit den während der Metamorphose neu entstandenen Muskelgruppen, den Intercrurales, Intertransversarii, dem Coccygeo-sacralis, Ileo-lumbaris und Coccygeo-iliacus, die Muskulatur des entwickelten Frosches. Damit ist der fertige Muskeltypus der höheren Wirbeltiere erreicht, wie er in der schematischen Textfig. 2 dargestellt ist. Die Figur zeigt sämtliche neu entstandenen dorsalen Stammuskeln der linken Seite und die oberste Schicht des vom Schädel bis zum vorderen Drittel des Os coccygis ziehenden Longissimus dorsi. Von der ursprünglichen Larvenmuskulatur ist, da auch der Longissimus eine Neubildung durch lokale Regeneration darstellt, beim fertigen Frosch nichts mehr vorhanden.

Entstehung neuer Muskelgruppen.

Schon von den frühsten Stadien an tritt die oberste Lage der Muskelsegmente als die Zone des stärksten Wachstums hervor (*wz* in Taf. II, Fig. 2, 3, 4). Durch anhaltendes Wachstum nähert sich diese Zone immer mehr den Wirbelbögen, bis sich schließlich ihre medialsten Fasern an den oberflächlichsten Partien der Wirbelbögen anheften. Bei Tieren, bei denen die hintere Extremität eine deutliche Kniebeuge zeigt, ist auf Querschnitten, wie Taf. IV, Fig. 17 zeigt, die medialste Spitze der oberen Muskellage an den sich dunkler abhebenden jungen Muskelfasern deutlich als die Zone des stärksten Wachstums (*wz*) erkennbar. Die den Wirbelbögen anliegenden Fasern sind nicht von den andern Fasern abgesetzt, doch ist nahezu regelmäßig auf Querschnitten durch diese Stelle eine pigmentierte Fascie zu finden, durch welche die medialsten Lagen als eine besondere Gruppe teilweise abgetrennt sind. In Taf. IV, Fig. 17, hängt diese pigmentierte Fascie (*p*) mit der den Wirbelbogen umkleidenden Fascie zusammen, so daß das Bild einer Pigmentgabel zustande kommt, die eine, sonst sich durch keinerlei Merkmal von den Nachbarfasern unterscheidende Muskelfaserlage als eine besondere Gruppe erscheinen läßt. Nur in den vordersten Körpersegmenten ist in diesem Stadium eine derartige Sonderung der Intercrurales zu erkennen. In den hinteren Körperregionen konstatieren wir nur die starke Annäherung der oberen Muskellage an die Wirbelbögen und das rege Wachstum der medialsten Spitzen. Ein besonderes Kennzeichen weist die medialste Lage hier noch nicht auf. Auf einem älteren Stadium, bei dem die hinteren Extremitäten fünf Zehen erkennen lassen, hat bereits eine weitgehendere Abspaltung der Intercrurales stattgefunden (Taf. II, Fig. 5). In der Höhe des Processus spinosus haben die jungen Fasern (*ic*) am Wirbelbogen Ansatz genommen und erscheinen vollkommen von der benachbarten Muskelmasse (*mo*) getrennt. Die trennende Fascie (*p*) hebt sich infolge reichlichen Pigmentes scharf hervor. Weiter nach hinten sehen wir diese pigmentierte Fascie zwischen den medialsten jungen Fasern und der oberen Lage auftreten. In der Höhe des Gelenkfortsatzes (*p.o.*) stehen die jungen Fasern noch vollkommen im Zusammenhang mit der Hauptwachstumszone. Die neuen Muskelgruppen der hinteren Wirbel sind in diesem Stadium bereits vollkommen von der oberen Lage abgespalten, wie entsprechende Querschnitte zeigen. Bei einem nur etwas älteren Tier sind bereits sämtliche Intercrurales von der Lage des späteren Longissimus getrennt. Das verschiedene Wachstum des Skelettes und der nicht im Zusammenhang mit ihm stehenden interligamentalen Fasern bringt die stärkere Absetzung von der oberen Lage und die Verschiebung der jungen Muskeln von ihren Ursprungssegmenten zustande. Längsschnitte zeigen dieselben Verhältnisse. In Taf. II, Fig. 6, sehen wir auf einem Längsschnitt von einem Tier mit ausgebildeten beiden Extremitätenpaaren in *m* ein Muskelsegment, dessen medialste Fasern sich am Wirbelbogen angeheftet haben, ohne daß eine Absetzung der medialsten Lage von der übrigen Muskelmasse erfolgt wäre. Dieses Segment weist demnach auf dem Längsschnitt die dem Querschnitt Taf. IV, Fig. 17, analogen Verhältnisse auf. In dem mehr kopfwärts gelegenen Segment bestehen dieselben Verhältnisse. Dagegen ist der Intercruralis in dem wiederum mehr kopfwärts gelegenen Segment, der vom Wirbelbogen des 1. Wirbels zu dem des 2. zieht, infolge der starken Verschiebung der Muskelmassen vollständig abgesetzt und derart gegen die benachbarten Muskelsegmente verschoben, daß sich das zugehörige Ursprungssegment nicht mehr bestimmen läßt. Im Segment m_1 in Taf. II, Fig. 6, treten die medialsten Fasern ebenfalls stärker als selbständige Gruppe (*ic*) hervor. Sie sind bereits etwas gegen die benachbarte Muskelmasse, die aber noch deutlich als ihr Ursprungssegment zu erkennen ist, verschoben. Auf Schnitten weiter caudalwärts erscheint die Verschiebung der Intercrurales gegen die interligamentalen Segmente immer stärker. Vom 9. Wirbel ziehen die jungen Fasern etwas schräg nach hinten und innen und inserieren an der vordersten Spitze des Os coccygis. Indem die Fasern der Intercrurales vom Proc. spin. nach hinten und unten zum Gelenkfortsatz ziehen, verlaufen nicht alle parallel, so daß der Muskel die Gestalt eines windschiefen Prismas erhält. Auf Längsschnitten erhalten wir daher in den tieferen Lagen stets schräge Anschnitte der jungen Fasern.

Die Gesamtheit dieser neugebildeten Muskeln bildet das Muskelsystem, durch das die einzelnen Wirbelbögen miteinander in direkte funktionelle Beziehung gebracht sind. In Textfig. 2 ist der fertige Zustand dieses eigentlichen Zwischenwirbelmuskelsystems, der Intercrurales (*ic*), schematisch wiedergegeben.

In dem Stadium, das der fortgeschrittenen Abspaltung der Intercrurales entspricht, finden wir, nachdem in dem bindegewebigen Septum früherer Stadien (*s* in Taf. II, Fig. 4) in den vorderen Körperregionen Querfortsätze aufgetreten sind, in der halben Höhe des interligamentalen Segmentes zwischen Querfortsatz des 2. und Querfortsatz des 3. Wirbels am äußersten Rande der Muskelmasse eine kleine Gruppe von jungen Muskelfasern, die erste Anlage des Intertransversarius. Der junge Muskel liegt in der Höhe des Querfortsatzes und bildet den Übergang zwischen einer dorsalen und ventralen Muskellage, ohne daß weder eine scharfe Trennung der beiden Lagen, noch die Feststellung der Zugehörigkeit der jungen Muskelfasern zu einer der betreffenden Lagen möglich ist. Ebenso tritt eine junge Muskelfasergruppe am lateralsten Rande der Muskelmasse in der Sehne des Querfortsatzes des dritten Wirbels auf. Obgleich die Querfortsätze in den hinteren Körperregionen noch fehlen, können wir die kleine Zellgruppe am äußersten Rande der Muskelsegmente bis in die Beckengegend verfolgen. Erst nachdem die hintere Extremität kräftig gewachsen ist, aber noch zur Seite der Schwanzflosse liegt, bilden sich auch in den hinteren Körperregionen die Intertransversarii nahe am Wirbelkörper, in der Sehne der Querfortsätze. Sie erstrecken sich vom Querfortsatz des dritten Wirbels bis in die Beckengegend, wobei in den hinteren Körperregionen die jungen Muskelfasern zahlreicher auftreten als in den vorderen. Die äußere Gruppe hat in diesem Stadium an Masse zugenommen und erscheint in allen Segmenten stärker als die Intertransversariusgruppe. Wenn auch die vordere Extremität durchgebrochen ist, haben die medialen jungen Muskelgruppen nahe am Wirbelkörper die äußere Gruppe in ihrem Wachstum eingeholt und treten in den hinteren Körperregionen sogar stärker als diese auf.

Bei Tieren mit ausgebildeten beiden Extremitätenpaaren, bei denen der Schwanz zudem bis auf einen kleinen Stummel reduziert ist, erscheint der Intertransversarius an der äußersten Spitze des zweiten Querfortsatzes bereits stark angewachsen. Die ventrale Masse dieses Segmentes ist infolge Resorption bereits fast vollständig geschwunden. Die dorsale Lage ist ebenfalls in ein Stadium des Wachstumsstillstandes eingetreten, so daß der junge Muskel kaum einen Zusammenhang mit einem dorsalen Segment aufweist. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Wirbels entspringt in der Sehne des Querfortsatzes des 3. Wirbels. Die jungen Fasern liegen noch verstreut zwischen alten, sie befinden sich in einem frühen Stadium der Abspaltung. Nur wenige der jungen Fasern ziehen direkt zum Querfortsatz des 4. Wirbels, ihre Hauptmasse erstreckt sich in der Richtung der ehemals schrägen Muskelsepten in die obere Muskellage bis zur Insertion am Dornfortsatz. Hier entsteht der Intertransversarius in dem dorsalen Abschnitt eines ganzen interligamentalen Segmentes. Die äußere junge Muskelgruppe zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Wirbels erscheint verhältnismäßig klein. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 4. und 5. Wirbels zeigt dasselbe Verhalten wie die Gruppe der vorhergehenden Querfortsätze. In dieser Region ist die äußere Muskelgruppe stärker, die jungen Fasern sitzen auf Querschnitten wie eine Kappe der oberen Umschlagsfalte des Cöloms auf. Der Intertransversarius zwischen Querfortsatz des 5. und Querfortsatz des 6. Wirbels ist bereits stärker gegen die übrige Muskelmasse abgesetzt und erscheint daher als kräftigeres Muskelbündel. Er erreicht nicht mehr die Höhe der Dornfortsätze, zieht aber auch noch über die Lage des Querfortsatzes hinaus nach oben, entsprechend der Darstellung in der Textfig. 1. Die äußere Muskelgruppe bleibt sich im Verlauf vom Querfortsatz des 4. Wirbels an nach hinten ungefähr gleich. Die lateralsten Fasern begrenzen das Cölom in der ganzen Höhe seiner Ausdehnung. Erst bei dem Intertransversarius (*itr* in Taf. II, Fig. 7), der vom Querfortsatz des 6. zum Querfortsatz des 7. Wirbels zieht, ist die vollständige Absetzung gegenüber der oberen Lage erfolgt. Ebenso gestaltet sich die Ausbildung der Intertransversarii der folgenden Querfortsätze. Vom Querfortsatz des 9. Wirbels ziehen die jungen Fasern schräg nach hinten und innen und inserieren an der Seitenfläche des Os coccygis neben der zuerst beschriebenen Gruppe der Intercrurales.

Auf Querschnitten eines älteren Stadiums, bei dem der Schwanz vollständig geschwunden ist und das aus seinem Abbau hervorgegangene Pigment sich zu beiden Seiten des Os coccygis angesammelt hat, hat die Masse des Intertransversarius, der an der Spitze des Querfortsatzes des 2. Wirbels entspringt, noch weiter zugenommen. Die junge Muskelgruppe erscheint nunmehr als die tiefste Lage eines dorsalen Muskelsegmentes, die ventrale Lage ist vollkommen geschwunden. An seinem vordersten Ende erscheint der junge Muskel bereits von der oberen Muskellage abgesetzt. Einige Schnitte weiter nach hinten sehen wir ihn vollkommen im Zusammenhang mit ihr, und die neue Muskelgruppe erscheint wenig gegen die obere Lage abgesetzt. Es treten junge Fasern bis zu beträchtlicher Höhe am medialen wie lateralen Rande der Muskelmasse auf. Diese Fasern erstrecken sich auch nach vorn über den Querfortsatz des zweiten Wirbels hinaus. Der junge Intertransversarius inseriert ungefähr in der Hälfte des Querfortsatzes des 3. Wirbels. Wieder einige Schnitte weiter nach hinten, wo an der Stelle des jungen Muskels der Querfortsatz des 3. Wirbels liegt, treten die jungen Fasern immer noch in der oberen Lage bis zu derselben Höhe auf. Auf entsprechenden Längsschnitten durch die vordersten Segmente sieht man ebenfalls junge Muskelfasern zu beiden Seiten von einer mittleren alten Muskelfaserlage in den Lagen oberhalb der Querfortsätze auftreten. Ein Vergleich mit den Querschnitten zeigt, daß diese beiden getrennt erscheinenden jungen Muskellagen nach der Tiefe zu in dem jungen Intertransversarius miteinander zusammenhängen und keinen selbständigen neuen Muskel bilden. Der Intertransversarius zwischen Querfortsatz des 3. und 4. Wirbels aus diesem Stadium entspringt in der Sehne des vorderen Querfortsatzes nahe am Wirbelkörper. Die Zahl seiner Fasern hat stark zugenommen, so daß seine Masse die laterale junge Muskelgruppe berührt. Die Absetzung gegenüber der oberen Muskellage ist noch nicht erfolgt, die jungen Fasern ziehen zum Teil mit dem Segment des Longissimus bis zur Insertion am Dornfortsatz. An der lateralen Muskelgruppe dieser Region ist außer dem ebenfalls starken Wachstum nichts Neues zu konstatieren. Die innere Muskelgruppe zwischen den beiden folgenden Querfortsätzen zeigt noch dasselbe Verhalten, wie die der vorhergehenden. Eine, wenn auch geringere Zahl von jungen Fasern erstreckt sich hinauf in die obere Muskellage bis zur Höhe des Dornfortsatzes. Auf sämtlichen Querschnitten dieses Alters (Taf. III, Fig. 10) erscheinen die innere (*itr*) und äußere neue Gruppe (*al*) zu einer zusammenhängenden Masse verschmolzen. Wir sahen die beiden Gruppen getrennt an ganz verschiedenen Orten entstehen, erst mit zunehmendem Wachstum der jungen Gruppen haben sich die Massen vereinigt. Zudem zeigt dieses Stadium (Taf. III, Fig. 10) deutlich eine Beteiligung von jungen Fasern (*fi*) aus der ventralen Lage an der Massenzunahme der äußeren Gruppe. Diese Abspaltung von jungen Fasern aus der ventralen Lage, die auch bereits in den früher beschriebenen jüngeren Stadien zu sehen ist, liefert ein dünnes Muskelbündel, das an der Ventralfläche der Querfortsätze nach innen von den Epiphysen inseriert. Hinter dem Querfortsatz des 5. Wirbels ist der Intertransversarius stärker abgesetzt, und seine Fasern erreichen nur noch die Höhe des Gelenkfortsatzes. Von dem Querfortsatz des 6. Wirbels ab erscheinen die Intertransversarii, wie in allen folgenden Segmenten, als vollständig abgesetzte junge Muskelbündel.

Mit fortschreitender Entwicklung der Tiere, d. h. nach vollendeter Resorption des Schwanzes, wächst die Masse der Zwischenmuskeln der Querfortsätze zugleich mit der Längenzunahme der Querfortsätze beständig nach außen und erreicht eine beträchtliche Ausdehnung. Bei der als *al* in Taf. II, Fig. 7 und Taf. III, Fig. 10 bezeichneten äußeren Muskelgruppe vollzieht sich hingegen in den älteren Stadien eine Sonderung der Masse in ein mediales und in ein laterales Muskelbündel. Das mediale zieht von Epiphyse zu Epiphyse der Querfortsätze, das laterale tritt vom Querfortsatz des 4. Wirbels an nach außen von der Epiphyse auf und zieht von der verlängerten, etwas schräg nach hinten gerichteten Sehne (*s* in Taf. II, Fig. 9) eines Querfortsatzes zu der des nächstfolgenden. In Taf. III, Fig. 11 unterscheiden sich die beiden Muskelbündel *ice* und *ilu* schon etwas durch ihren verschiedenen Faserverlauf. Ventralwärts von der Gruppe *ice* und nach innen von der äußeren Portion *ilu* liegt die ventrale Muskellage der Epiphysen *ici*. Diese Anordnung der Muskelgruppen besteht vom Querfortsatz des 4. Wirbels an nach hinten bis zum Querfortsatz des 7. Wirbels. Von der verlängerten Sehne des Querfortsatzes des 7. Wirbels zieht der laterale Teil der äußeren Gruppe unsegmentiert direkt zum Ileum. Durch die starken Verschiebungen der Muskelmassen nach hinten und durch die gleichzeitige Ausbildung des Ileum (*J* in Taf. II, Fig. 8), wird das dem Ileum benachbarte interligamentale Muskelsegment (*m*) auf einen schmalen Raum zusammengedrängt und unterliegt einer schnellen Resorption. Die inneren Lagen der äußeren Gruppe (*ice* in Taf. II, Fig. 8) bewahren gegeneinander die ursprüngliche Lagebeziehung ihrer Entstehungsorte, während die äußere Lage (*ilu*) des Segmentes zwischen siebentem und achtem Querfortsatz so stark nach hinten verlagert ist, daß sie mit der äußeren Lage des nächstfolgenden Segmentes eine einheitliche Muskellage bildet, die am Ileum ihren Ansatz findet.

Die Gesamtheit dieser neu entstandenen Muskeln ist auf Taf. II, Fig. 9 im Frontalschnitt eines fast vollständig entwickelten Tieres übersichtlich zu sehen. Während des Wachstums haben die Muskelgruppen derart an Masse zugenommen, daß nunmehr zwischen der Lage der Intertransversarii (*itr*) und den Lagen der äußeren Muskelgruppen nur noch wenige alte Fasern (*fa*) zu sehen sind. Sie sind aber deutlich als getrennte Muskelsysteme zu erkennen. Die von den verlängerten, etwas schräg abwärts ziehenden Sehnen inserierenden äußeren Muskellagen (*ilu*) sind länger und erscheinen etwas nach hinten verschoben gegenüber den inneren Gruppen, die von Epiphyse zu Epiphyse ziehen (*ice*). In der hintersten Körperregion sehen wir die unsegmentierte Portion der äußeren Gruppe (*ilu*) von der Sehne des Querfortsatzes des 7. Wirbels direkt zum Ileum verlaufen.

In der Textfig. 2 ist die Gesamtheit der aus diesen beiden Muskelanlagen zwischen den Querfortsätzen der Wirbel gebildeten Muskel schematisch wiedergegeben (*itr*, *ice*, *ilu*). Die beiden inneren Muskelgruppen (*itr*, *ice*) sind Zwischenmuskeln der Querfortsätze. Die Gruppe *itr* charakterisiert sich sowohl nach Entstehung wie nach ihrer definitiven Lage als die Gruppe der eigentlichen Intertransversarii. Ebenfalls eindeutig nach Entstehung und definitiver Lage ist die Gruppe *ilu* charakterisiert als Ileo-lumbaris. Zwischen beiden steht die Gruppe *ice*, die der Entstehung nach zur Gruppe *ilu*, der definitiven Lage nach zur Gruppe *itr* gehört. Diese Gruppe stellt ein Zwischenmuskelsystem der Epiphysen dar. Da einerseits an den Epiphysen beim Frosch rudimentäre Rippenanlagen angenommen werden können, andrerseits die Sehnen dieser Muskelgruppe dem Orte der Rippenanlagen höherer Wirbeltiere entsprechen, so glaube ich diese Muskelgruppe des Frosches als die erste in der Tierreihe auftretende Anlage der Intercostales ansprechen zu dürfen.

Bei jungen Tieren mit deutlich differenzierter hinterer Extremität ist hinter dem 9. Wirbel neben der gerade beginnenden Steißbeinanlage und oberhalb des Ileum ebenfalls eine neue Muskelgruppe zu erkennen. Indem das Ileum nach vorne wächst und die Muskelgruppe an Masse zunimmt, nehmen die jungen Fasern auch am Ileum Ansatz. In seinen obersten Partien liegt der Coccygeo-iliacus neben dem aus den hintersten Intercrurales und den hintersten Intertransversarii gebildeten M. coccygeo-sacralis. Die Hauptmasse des Muskels liegt caudalwärts und ventralwärts vom M. coccygeo-sacralis. Schließlich füllt der Coccygeo-iliacus den ganzen übrigen Raum zwischen Ileum und Os coccygis aus. Der Coccygeo-iliacus geht aus der ventralen Masse des proximalsten Schwanzsegmentes der Larve hervor. In Taf. III, Fig. 12 sehen wir ihn das ganze proximalste Schwanzmuskelsegment mit seinen jungen Fasern erfüllen, aber noch erreichen die jungen Fasern nicht das Os coccygis. Das mehr distale Schwanzsegment (*m*) enthält nur interligamentale alte Fasern. Es ist nicht mehr an der Bildung der neuen Muskelmasse beteiligt.

ci in der Textfig. 2 zeigt den Coccygeo-iliacus in seiner definitiven Gestalt.

Nachdem von dem Longissimus dorsi, der in ein Stadium starken Wachstums durch Längsteilung der Fasern eingetreten ist, in den verschiedenen Wachstumszonen die neuen Muskelgruppen abgespalten worden sind, wird auch seine übrige Masse durch Längsteilung der Fasern erneuert. Auf dem Querschnitt Taf. III, Fig. 11 sehen wir neben der großen Menge junger Fasern (*fi*) in der oberen Muskellage nur noch wenige alte Fasern (*fa*). Auch diese werden schließlich aufgespalten. Die Textfig. 2 zeigt schräg von oben gesehen die oberste Schicht des Longissimus dorsi im fertigen Zustand beim entwickelten Frosch.

Die Reduktion der ventralen Lage geschieht allmählich, sie schreitet vom Schädel nach der Beckengegend zu fort. Nachdem die jungen Fasern, die an den Ventralflächen der Epiphysen inserieren, aus der ventralen Lage abgespalten worden sind, geschieht die Reduktion der ventralen Masse schneller. Wenn der Schwanz bereits vollständig geschwunden ist, dauert die Reduktion der ventralen Masse noch an. In Taf. III, Fig. 11 sehen wir die Reduktion der ventralen Masse in einem fortgeschrittenen Stadium, es sind nur noch wenige alte Fasern (*fa*) vorhanden. Schließlich verschwindet die ventrale Lage vollständig. In der Textfig. 2, die dem fertig entwickelten Tiere entstammt, ist daher keine ventrale Lage mehr eingezeichnet.

Veränderungen des Muskelgewebes.

Die Regeneration des Muskelgewebes geschieht einerseits aus alten Fasern durch Knospung oder Abspaltung junger Fasern (bei Entstehung der Intercrurales, Intertransversarii und Intercostales), andrerseits aus neu hinzukommenden Zellen beim Ileo-lumbaris. Der Abbau der Muskelmasse geschieht durch Sarcolyse.

Nachdem in den frühsten Stadien die Bildung der jungen Muskelfasern ausschließlich aus embryonalem Material erfolgt ist, sehen wir schon frühzeitig, besonders in den oben beschriebenen Wachstumszonen, die weitere Zunahme der Muskelmasse durch Wachstumsvorgänge des Muskelgewebes erfolgen. Der für den embryonalen Bildungsprozeß charakteristische Plasmareichtum der jungen Muskelfasern ist in den jungen Fasern nicht mehr zu sehen, vielmehr setzen sich, wie aus Taf. IV, Fig. 17 zu ersehen, die jungen Faserbündel auf Querschnitten als vollkommen mit Fibrillen ausgefüllte Primitivbündel (*fi*) knospenartig von den alten Fasern (*fa*) ab. Entsprechende Längsschnitte zeigen, daß es sich um keine echte Knospenbildung handelt, sondern um einen Aufspaltungsprozeß der alten Faser. Im Verlauf dieses Prozesses wird die ganze alte Faser in junge Fasern aufgeteilt. Bei Hämatoxylin-Eosinfärbung sind diese jungen Fasern genau wie die embryonalen jungen Fasern immer stärker gefärbt. Auf einem Schnitt durch eine Wachstumszone lassen sich die verschiedensten Stadien dieses Muskelbildungsprozesses finden. Man sieht alte Fasern, die teils vom Rande her nur eingekerbt, teils vollkommen in zwei Fasern aufgespalten sind, ohne daß an ihrem Rande eine Lage junger Fibrillen in irgend einer Form zu beobachten ist. Daneben sieht man (Taf. IV, Fig. 17) dieselben Bilder mit der einzigen Abweichung, daß große chromatinreiche Kerne im Spalt oder sonst am Rande der Fasern zu finden sind. An andern Fasern sieht man um diese Kerne einen kleinen sich dunkler färbenden Plasmahof, in dem wieder an andern Fasern Muskelfibrillen zu sehen sind, die derart rasch an Masse zunehmen, daß den alten Fasern (*fa*) die in den Abbildungen 17, Taf. IV und 5, Taf. II zu sehenden jungen (*fi*) vollkommen mit Fibrillen ausgefüllten Fasern anliegen. Die jungen Muskelfasern nehmen weiter an Masse zu. Die anfänglich ganz dünnen Trennungsschichten des Perimysium internum verstärken sich. Sowohl die alten, wie die jungen Fasern weisen ein deutlich ausgeprägtes Sarcolemm auf. Die jungen Muskelfasern der medialen Randschichten werden einseitig randwärts abgedrängt und bilden hier einheitliche Lagen junger Muskelfasern. Ihre Fixierung finden die jungen Muskeln in erster Linie durch das bindegewebige Perimysium an denjenigen Haftpunkten, mit denen dasselbe in Verbindung steht. Nach Ausbildung des Sarcolemms wird die Verbindung mit den Haftpunkten durch dieses vermittelt. Daher werden junge Muskelfasern, deren Perimysium mit dem interligamentalen Bindegewebe zusammenhängt, ebenso wie die alten zu interligamentalen Fasern, während diejenigen jungen Muskelfasern der medialen Lagen, deren Perimysium mit den neugebildeten Skelettteilen zusammenhängt, zu einem unmittelbar am Skelett befestigten Muskel werden. Infolge dieser Vorgänge kommt es zu einer Vermehrung der Gesamtmuskelfasermasse, die sich in topographischer Hinsicht charakterisieren läßt, teils als Durchsetzung der alten Muskellage mit jungen Muskelfasern, teils als Bildung neuer Muskellagen an Stellen, an denen vorher überhaupt keine Muskel zu finden waren (*ic* in Taf. II, Fig. 5). Eine derart neugebildete junge Muskellage haben wir in den Intercrurales kennen gelernt, die von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehen (*ic* in der Textfig. 2). Diese jungen Muskelfasern unterscheiden sich in ihrer ersten Entstehung in keiner Weise von den zwischen den alten Muskelfasern liegenden. Nur dadurch, daß sie an dem sich entwickelnden Skelett direkten Ansatz finden, stellen sie einen wesentlich andern Muskeltypus dar. Die morphologische Sonderung der von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehenden jungen Muskelfasern zu der Muskelgruppe der Intercrurales erfolgt, wie oben beschrieben, durch Wachstumsdifferenzen und ist von keinerlei spezifischer Gewebsveränderung begleitet. Gegenüber den übrigen Teilen der alten Muskellage unterscheiden sich die neuentstandenen Muskeln lediglich dadurch, daß sie aus lauter jungen Fasern bestehen, während in den andern Lagen alte und junge Fasern regellos nebeneinander liegen. Die Ausbildung dieser jungen Muskelfasern führt nur zu einer teilweisen Regeneration der alten interligamentalen Muskellagen.

Der embryonale Bildungsmodus wird hauptsächlich in den dorsal gelegenen Teilen bald nahezu vollkommen durch diesen sekundären Muskelbildungsprozeß verdrängt. Nur in den lateralen Randschichten der ventralen Lage bleibt der embryonale Bildungsmodus noch über die Zeit der Ausbildung der Intercrurales erhalten. Während der Ausbildung der Querfortsätze weist gerade diese laterale Randzone der ventralen Muskellagen eine auffallend starke Zahl embryonaler Bildungsfasern auf. Auf Querschnitten (Taf. IV, Fig. 18) bestehen die Randlagen aus lauter embryonalen Muskelfasern (*ef*), die fast zu gleichen Teilen aus jungen, vielfach kranzartig angeordneten Fibrillen (*fl*) und Sarcoplasma (*sp*) mit großen Kernen (*mk*) bestehen. Auf Längsschnitten (Taf. IV, Fig. 19) sieht man, daß diese Fasern in ihrer ganzen Ausdehnung aus ausgeprägt quergestreiften jungen Fibrillenbündeln (*fl*) und einem kernhaltigen Plasmaschlauch (*sp*) bestehen. Das Plasma ist meist fein granuliert (Taf. IV, Fig. 19), doch können auch starke körnige Einlagen in der Faser vorhanden sein. An einzelnen Stellen kann der Plasmaschlauch um besonders große Kerne herum ausgebuchtet sein, ohne daß die zugehörigen Fibrillen eine entsprechende Richtungsänderung zeigen. Die alten Muskelfasern der inneren Lagen weisen in diesem Stadium eine rege Kernvermehrung auf, die zur Ausbildung von typischen zentralen Kernreihen führen kann (*kr* in Taf. III, Fig. 15). Das ganze Muskelgewebe ist von zahlreichen Blutkapillaren umsponnen, die bis an und zwischen die embryonalen Fasern der Randzone vordringen (*bg* in Taf. IV, Fig. 19). Schon bevor die Ausbildung der Querfortsätze erfolgt, kommt es in der lateralen Muskelmasse an der Stelle, an der wir in jüngeren Stadien die Ausbildung einer starken Sehne (Taf. II, Fig. 4 *s*) beobachten konnten, dicht unter dem Peritoneum zur Ausbildung einer Zellgruppe, deren Kerne sich wie langgestreckte Bindegewebszellen ausnehmen und bei Hämatoxylin-Eosinfärbung intensiv blau färben. Die Zellgruppe bildet erst eine in der Gegend der Anlage der Querfortsätze inselartig liegende Anhäufung. Aber noch bevor der Querfortsatz zur Ausbildung gelangt ist, haben sich diese Zellgruppen zu langen Zellsträngen ausgezogen, die den embryonalen Randfasern so dicht anliegen, daß selbst auf den dünnsten Schnitten die Kerne dieser Stränge sich mit den Kernen der embryonalen Plasmaschläuche zu dichten Gruppen zu verbinden scheinen. An denjenigen Stellen, an denen die erste Anlage dieser Zellstränge als intersegmentale Zellinseln zu finden waren, hängen die Stränge mit den Sehnen der Querfortsatzanlagen und falls diese schon so weit entwickelt sind, mit den Querfortsätzen selbst zusammen, so daß sie den lateralsten Teil der breiten Querfortsatzsehnen darstellen. In den übrigen, den eigentlich segmentalen Teilen setzen sich die Zellen zu einzelnen Längsfasern zusammen. Taf. IV, Fig. 19 zeigt in einem Längsschnitt den Zellstrang in ziemlich frühem Stadium. Die Zellen mit den langgestreckten Kernen (*ik*) sind eben im Begriff, sich in Fasern zu ordnen und liegen der äußersten embryonalen Muskelfaser *fi* so dicht an, daß diese einen Teil der Zellgruppe zu bilden scheint. Ein Vergleich dieser Faser mit weiter nach innen zu gelegenen zeigt aber deutlich ihre Zugehörigkeit zu den embryonalen Muskelfasern, manchmal ist auch ein direkter Zusammenhang zu beobachten. Regelmäßig weisen aber diese äußersten embryonalen Fasern keine beträchtliche Länge auf, sondern sie imponieren mehr als Rudimente. Die Muskelkerne in den lateralsten plasmatischen Schläuchen zeigen vielfach dieselbe Gestalt wie die Kerne der Zellstränge (*mk*, *ik* in Taf. IV, Fig. 19), so daß die Feststellung der Zugehörigkeit der Kerne vielfach unmöglich ist. Andrerseits sehen wir aber auch im lateralen Bindegewebe Zellen mit Kerngestalten, die alle Übergänge in Form und Lage bis zu den Kernen der Zellstränge zeigen. Kurz nachdem die lateralen Zellstränge sich über die ganze Länge der Segmente vom zweiten Querfortsatz bis zum neunten erstreckt haben, verschwinden in ihrer unmittelbaren Nähe die embryonalen Muskelbildungserscheinungen. Die Muskelfasern, denen die Zellstränge nunmehr dicht anliegen, zeigen, wie alle Muskelfasern dieser Stadien in dieser Höhe, eine rege Vermehrung durch die oben beschriebene Aufspaltung. Insbesondere kommt es zu den beiden oben beschriebenen Wachstumszonen, aus denen die zwischen den Querfortsätzen sich bildenden Muskelgruppen hervorgehen. Der äußeren dieser Wachstumszonen liegen die Zellstränge dicht an, so daß dieselben von jungen Muskelfasern durchsetzt erscheinen, ohne daß ich feststellen konnte, ob alle jungen Muskelfasern aus der durch Abspaltung aus alten Muskelfasern entstehenden Wachstumszone stammen, oder ob in den Zellsträngen Fibrillen gebildet werden. Taf. IV, Fig. 18 zeigt einen Querschnitt durch dieses Stadium. Der Zellstrang (*zs*) ist schon von jungen Fasern durchsetzt. In der Nachbarschaft derselben ist das embryonale Wachstum vollständig verschwunden, während an andrer Stelle, besonders in den ventralen Lagen, die Randzone noch embryonale Bildungsprozesse zeigt. Kurz darauf verschwinden aber auch hier diese embryonalen Bildungserscheinungen. Der allgemeine Kernreichtum der alten Muskelfasern bildet sich, ebenso wie die starke Vascularisierung der gesamten Muskelmasse, als allgemeine Erscheinung zurück. Am längsten sind diese Erscheinungen in den hinteren Rumpfsegmenten und den Schwanzsegmenten zu beobachten, aber nach kurzer Zeit treten sie nur noch an einzelnen isolierten Herden auf.

Aus der äußeren Wachstumszone, mit der die Anlage der Zellstränge schon in frühsten Stadien verschmilzt, geht die oben beschriebene Muskelgruppe des Ileo-lumbaris hervor.

Die jungen Muskel der inneren Zone finden an den medialen Sehnenteilen der Querfortsätze ihren Ansatz und stellen die Muskelgruppe der Intertransversarii dar. Diese Gruppe ist anfangs in ihrer Entwicklung etwas hinter der äußeren zurück. Da hier die alten Fasern nicht so dicht von den Abspaltungsprodukten umlagert sind, lassen sich die Abspaltungsvorgänge hier besser beobachten. In Taf. III, Fig. 13 ist eine derartige junge Intertransversariusanlage im Längsschnitt zu sehen. Die junge Muskelgruppe *itr* liegt neben einer alten Muskelfaser (*fa*). In dieser Faser ist ein zentraler Muskelkern (*mk*) zu sehen, der in der Faser einen spindelförmigen Spalt gebildet hat. Der Spalt ist, soweit er nicht von dem Muskelkern selbst eingenommen wird, mit Pigment (*pf*) ausgefüllt. Am lateralen Rand der Faser *fa* ist eine Reihe peripherer Kerne (*pk*) zu sehen, die durch eine lange, feine, plasmatische Faser untereinander und mit der jungen Muskelgruppe *itr* verbunden sind. Diese plasmatische Faser imponiert auf den ersten Blick als ein Schnitt durch einen Sarcolemmschlauch, dem peripher Muskelkerne anhaften. Bei starker Vergrößerung des frei im Zwischenraum zwischen alter Faser und junger Muskelgruppe liegenden Faserstückes (Taf. III, Fig. 14) ist zu sehen, daß diese Faser drei bis vier quergestreifte Muskelfibrillen (*mf*) enthält. Die Ausdehnung der einzelnen verschieden lichtbrechenden Zonen entspricht der der alten Faser. Wie Taf. III, Fig. 13 zeigt, stellt diese Faser zugleich ein Abspaltungsprodukt der alten Faser als zugleich auch eine junge Faser des Intertransversarius dar. Die Abspaltung findet aber nur in der Ausdehnung der neuen Muskelgruppe statt, die darauf Sehnen ausbildet, die an den Querfortsätzen Ansatz nehmen. Gegenüber dem früher beschriebenen Abspaltungsprozeß besteht der Unterschied, daß nicht mehr die ganze Faser aufgespalten wird, sondern lediglich nur noch die peripheren Muskelkerne sich in einer Faser vereinigen, die sich als junge Muskelfaser von der alten Faser abspaltet. Die Differenzierung der Muskelzellen zu jungen Muskelfasern geschieht noch im Verband mit der alten Faser.

Während dieser Neubildungsvorgänge erleidet das Muskelgewebe der ursprünglich interligamentalen Fasern noch eine andre Art von Gewebsveränderungen. Kurz nachdem es zur Ausbildung und Absonderung der Intercrurales gekommen ist, und während an andern Stellen die oben beschriebenen Neubildungsvorgänge stattfinden, treten an andern Fasern gewebliche Veränderungen auf, die zu einem Zerfall und schließlichen Abbau der alten Fasern führen. Da diese Degenerationsvorgänge nie in ganzen Muskellagen einheitlich, sondern nur an einzelnen Fasern auftreten, und da zu gleicher Zeit die jungen Muskelfasern durch die oben beschriebene Neubildung und durch Wachstum in den oberen Lagen an Masse zunehmen, so erfolgt eine allmähliche Regeneration der gesamten dorsalen Stammuskulatur. Diese Vorgänge haben einen besonders ausgeprägten Verlauf in denjenigen Segmenten, in denen es, wie oben beschrieben, in zwei verschiedenen Wachstumszonen zur Ausbildung neuer Skelettmuskel zwischen den Querfortsätzen der Wirbel kommt. In unmittelbarer Nähe der jungen Fasern sieht man so reichlich zerfallende alte Fasern, daß beide Erscheinungen in einem ursächlichen Zusammenhang zu stehen scheinen. In Taf. IV, Fig. 20 haben wir das typische Bild. Neben einer noch kompakten Muskelfaser *fa* sehen wir inmitten der jungen Fasern (*fi*) eine zerfallende Muskelfaser (*fs*), die das vielfach beschriebene Bild der Sarcolyse zeigt. In unregelmäßiger Anordnung liegen Kerne und Muskelbruchstücke durcheinander. In ihrer Gesamtheit weisen diese Bruchstücke noch Lage und äußere Form der ursprünglichen Faser auf. Die einzelnen Bruchstücke der Fibrillenmasse (Sarcolyten) (*sa* in Taf. IV, Fig. 20) haben verschiedene, meist gekrümmte Gestalt, einige weisen noch Querstreifen auf, während andre ein mehr homogenes und meist dunkleres Aussehen haben. Zwischen den Sarcolyten sieht man chromatinreiche Kerne (*mk*) zerstreut. In der Nachbarschaft der Faser sind zahlreiche Blutkapillaren (*bg*) zu sehen. Die ersten Anzeichen von sarcolytischer Degeneration der Muskelfasern finden sich schon in ziemlich frühen Stadien. Der oben beschriebene Kernreichtum findet sich auch nach seiner allgemeinen Rückbildung immer noch in der Nähe degenerierender Fasern. Die großen chromatinreichen Kerne sind teils in langen Reihen parallel zur Fibrillenrichtung angeordnet, teils liegen sie unregelmäßig zerstreut quer zwischen den aufgelockerten Fibrillen der Muskelfasern. In Taf. III, Fig. 15 und 16 sind derartige Kernreihen (*kr*) und überall die zerstreuten Muskelkerne zwischen den aufgelockerten Muskelfasern zu sehen. Die Fibrillen der aufgelockerten Fasern haben meist, wie in Taf. IV, Fig. 21 bei *wf*, einen welligen Verlauf. Durch die zwischengelagerten Kerne ganz besonders, wenn dieselben zu langen Kernreihen angeordnet sind, können die Fasern in ihrer Längsrichtung aufgespalten werden. Das in den Spalten auftretende Plasma ist stark pigmentiert (*pf* in Taf. III, Fig. 13). Durch queren Zerfall der Fibrillenbündel entsteht das Bild der sarcolytischen Fasern wie in Taf. IV, Fig. 20. Besondere Merkmale, durch die die Stellen des späteren Querbruches charakterisiert sind, konnte ich im allgemeinen an den Fasern vor dem Zerfall nicht nachweisen. In Taf. III, Fig. 12 zeigen auf Längsschnitten die Fasern eines sich in starker Resorption befindlichen Schwanzsegmentes abwechselnd eine größere dunkle und eine kleinere helle Zone. Einzelne Fasern sind an den hellen Zonen quer gebrochen. Die hellen Zonen entsprechen Stellen der Muskelfaser, an denen die Fibrillen stark aufgelockert sind und die Faser wellenförmig ausgebuchtet ist. In der Regel behalten die Fasern während der Auflockerungs- und Aufspaltungsvorgänge bezüglich der Längsstruktur ihrer Fibrillen ihr normales Aussehen. In Taf. III, Fig. 15 können wir die Faser *fa* als eine durch zwischengelagerte Kerne in Fibrillenbündel aufgespaltene Faser ansehen, die kurz vor dem sarcolytischen Zerfall steht. In Taf. III, Fig. 16 sind alle Übergänge von der Kernreihe (*kr*) bis zu den frei gewordenen Kernen (*mk*), von der Auflockerung der Faser (*af*), der wellenförmigen Anordnung der Fibrillen (*wf*) bis zum queren Zerfallen der einzelnen Fibrillenzüge (*qf*) zu sehen. Insbesondere zeigt die zerfallene Faser, daß der Querbruch sich nicht auf die ganze Faser einheitlich, sondern nur auf die einzelnen Fibrillen in unregelmäßiger Längsordnung erstreckt. Auch tritt er nicht immer in der ganzen Länge der Faser, sondern oft zunächst nur an einem Ende auf. Sämtliche Fibrillen haben noch deutliche Querstreifen. Die infolge der Auflockerung der Fibrillen entstandenen, erst ziemlich fetzig und zerrissen aussehenden Faserbruchstücke in Taf. III, Fig. 16 nehmen bald eine abgerundetere Form wie in Taf. IV, Fig. 20 an. Um die früheren Muskelkerne tritt Plasma auf, das rasch an Masse zunimmt. Die Muskelbruchstücke verlieren die Querstreifung und werden zu homogenen sich intensiv färbenden Myoplasmaschollen, die, wie in Taf. IV, Fig. 21 (*mp*) zu sehen, in dem immer mehr anwachsenden Plasma der früheren Muskelzellen (*mk*) liegen. Ein Vergleich der Taf. IV, Fig. 21 mit Taf. IV, Fig. 20 zeigt, daß wir es in Taf. IV, Fig. 21 mit einer etwas fortgeschrittenen Phase desselben Einschmelzungs- und Resorptionsprozesses zu tun haben. In der Regel ist schon in dieser Phase ein die sarcolytische Faser umspinnendes Kapillargefäßnetz (*bg* in Taf. IV, Fig. 20) zu sehen, später werden die sarcolytischen Fasern ganz von Blutzellen überschwemmt. Die in dem Plasma der Muskelzellen eingelagerten Myoplasmaschollen werden immer kleiner und verschwinden schließlich ganz. Der aus den früheren Muskelzellen hervorgegangene ziemlich chromatinreiche Gewebsschlauch behält in der Regel noch lange die allgemeine Gestalt der früheren Muskelfaser. Allmählich verliert das Plasma das körnige Aussehen, der Gewebsschlauch wird heller, die Grenzen gegenüber dem anliegenden Bindegewebe verschwinden, so daß schließlich an Stelle der früheren Muskelfaser indifferentes Bindegewebe, das von Fettgewebe durchsetzt werden kann, zu finden ist. Auf diese Weise werden die neuentstandenen Muskeln von den benachbarten Muskellagen getrennt, und durch dieselben Gewebsprozesse verschwinden schließlich alle larvalen Muskelfasern. Diejenigen Teile der Stammuskulatur, in denen zwischen den alten Fasern sich junge gebildet haben, werden schließlich vollkommen regeneriert, während andre Teile, besonders die ganze ventrale Masse, verschwinden. In Taf. III, Fig. 11 sind in den fast vollkommen aus jungen Fasern (*fi*) bestehenden dorsalen Muskellagen nur noch wenige alte Fasern (*fa*) zu sehen, während die ventrale Lage fast ganz, bis auf einige alte Fasern (*fa*), verschwunden ist. An denjenigen Stellen, an denen die sarcolytischen Prozesse an den dicht neben oder in den jungen Muskelanlagen liegenden alten Fasern vor sich gehen und wo, wie das bei den Intertransversarii infolge Verlagerung der alten Muskellage gegenüber der jungen nahezu regelmäßig der Fall ist, die alte Faser eine andre Längenausdehnung als die junge Faser hat, verläuft die Sarcolyse in allen Teilen der alten Faser gleichmäßig, während die jungen Fasern nur in der Ausdehnung ihrer eigenen Anlage zur Ausbildung kommen. Neben dem Mangel direkter Beobachtung irgendwelcher geweblichen Beziehung zwischen beiden Vorgängen, spricht schon dieser Umstand gegen eine direkte Mitwirkung der Sarcolyse am Neubildungsprozeß.

B. Vergleichender Teil.

Ein vergleichender Überblick meiner Untersuchungen ergibt, daß die von Goette in das spätere Larvenleben verlegte Umlagerung der Muskelmassen aus der Höhe in die Breite bereits in der frühsten Larvenperiode eingeleitet wird. Goette läßt die Trennung der dorsalen Stammuskeln in eine obere und untere Lage durch Verkürzung der intersegmentalen Muskelsepten und Ausbildung der Querfortsätze in einer horizontalen Ebene geschehen. Diese Darstellung Goettes ist nach meinen Beobachtungen dahin zu ergänzen, daß einerseits die morphologischen Sonderungsvorgänge schon längst vor der Anlage der Querfortsätze eingeleitet werden, und daß andrerseits auch in der ersten Zeit der ausgebildeten Querfortsätze noch keine einheitliche horizontale Trennungsebene durch die verschiedenen Segmente vorhanden ist. Die morphogenen Momente sind wohl in allen Segmenten gleichartig, aber nicht in gleicher Stärke vorhanden. Die auf Wachstumsdifferenzen zwischen Skelett und larvaler Stammuskellage beruhenden Verschiebungen bringen in bestimmten Entwicklungsstadien verschiedene Zustände in den verschiedenen Segmenten hervor, wie Textfigur 1 zeigt. In sehr jungen Stadien bereits wird die Muskelmasse von oben her zusammengedrückt, und es ist ein Abweichen nach außen zur Seite des Nervenrohres und wiederum eine Annäherung der oberen Muskellagen an die mediane Rückenlinie zu konstatieren. Mit fortschreitendem Wachstum nimmt diese topographische Gestaltsveränderung zu und bereitet die durch das Auftreten der Querfortsätze in den verschiedenen Segmenten nicht gleichzeitig, aber schließlich gleichartig zum Abschluß kommende Trennung der Muskelmasse in eine obere und untere Lage in sehr jungen Stadien vor. Durch andauerndes Wachstum der oberen Muskellagen wird schließlich der ganze verfügbare Raum bis zur Mittellinie des Rückens ausgefüllt, und mit der Abplattung der Wirbelbögen und dem Wachstum der Querfortsätze schreitet die Abflachung und seitliche Ausdehnung der Muskelmasse fort. Zugleich konstatierte ich mit Goette die Verkürzung der aufrechten schrägen Muskelsepten zu platten kurzen Sehnen und die direkte Anheftung der Muskelmassen am Skelett.

Durch diese Umlagerung der Muskelmassen und Verkürzung der Muskelsepten kommt die von Steinheim nur angedeutete Verwandlung der Fischmuskelform in die Muskelform höherer Wirbeltiere zustande. Der ehemals spitze Winkel der Muskelsepten mit der Mittellinie des Rückens wird in einen rechten verwandelt.

A. Schneiders Darstellung der Metamorphose der Rückenmuskulatur, die in dem Untergang sämtlicher interligamentaler Larvenmuskel und der Neubildung der interostealen, wie langen Rückenmuskeln bestehen soll, konnte ich bestätigen und dahin ergänzen, daß ich den Entstehungsort und die Entstehungsart der einzelnen neuen Muskelgruppen feststellte und den Untergang der larvalen Muskel näher verfolgte. Durch Aufspaltung der Muskelfasern werden ursprünglich zentral in der Muskelfaser gelegene Muskelkerne wandständig. Um diese Kerne werden Fibrillen abgeschieden, und es bilden sich junge Muskelfasern. Die jungen Muskelfasern werden durch Verstärkung und Dazwischenwachsen des bindegewebigen Perimysium int. von der alten Faser abgespalten. Diejenigen jungen Muskelfasern, deren Perimysium von Bindegewebszügen abstammt, die an Teilen des Skelettes Haftpunkte besitzen, können dadurch selbst an diesen Skeletteilen ihre Ansatzpunkte finden. In der ersten von mir beschriebenen Gruppe junger Muskeln, den Intercrurales, die aus den obersten und medialen Lagen der Muskelmasse abgespalten werden, haben wir es mit derartigen jungen Muskelfasern zu tun. Diese jungen Muskeln, die zu beiden Seiten der Proc. spinosi entspringen und nach hinten zum Gelenkfortsatz der Wirbelbögen ziehen, stellen unzweifelhaft die Intercrurales (Ecker-Gaupp), Interspinales (A. Schneider) dar. Sämtliche Fasern aller ausgebildeten Intercrurales ziehen von Wirbelbogen zu Wirbelbogen und stellen einen neuen Muskel dar schon zu einer Zeit, in der die Muskellage des Longissimus in der Hauptsache noch aus den larvalen interligamentalen Fasern besteht. Zwischen den Intercrurales der einzelnen Segmente macht sich nur in dem Grad der fortschreitenden Trennung von der alten Muskelmasse ein Unterschied bemerkbar. Lediglich infolge Wachstumsdifferenzen zwischen Skelett und larvaler Stammuskellage verlieren einzelne Segmente früher den Zusammenhang mit den aus ihnen hervorgegangenen Intercrurales und werden so zeitlich und räumlich verschieden von ihnen getrennt. In der Gegend des 3. und 4. Wirbels äußert sich das verschiedene Wachstum von Skelett und benachbarter Muskulatur am schwächsten, infolgedessen bleiben hier die Intercrurales sowohl zeitlich wie räumlich am längsten in nächster Lagebeziehung zu ihren Ursprungssegmenten. Durch rege Muskelneubildung sehen wir im weiteren Entwicklungsverlauf sich die ursprünglich larvale Längsmuskellage regenerieren und zum Longissimus dorsi umformen. Während dieser Umformung hat diese Muskellage derart an Masse zugenommen, daß die oberen Lagen sich über das Achsenskelett und die dazu gehörigen Muskel hinaufschieben. Darauf bleiben die Intercrurales dauernd von einer Lage des Longissimus dorsi überdeckt. Daher möchte ich die Bemerkung Ecker-Gaupps, daß die Intercrurales bis zum 4. Wirbel selbständige Muskel seien, über die der Long. nur hinwegzieht, die nach vorne sich anschließenden nur tiefere Schichten des Long. darstellen, dahin ergänzen, daß auch die Intercrurales der vordersten Wirbel selbständige Muskel sind.

Die zweite von mir beschriebene neue Muskelgruppe, die den Raum zwischen je zwei Querfortsätzen ausfüllt, demnach die Mm. intertransversarii (A. Schneider, Goette, Ecker-Gaupp) darstellt, hat ihren Ursprung in der Längsspaltung der Muskelfasern, ebenfalls in einer Wachstumszone des Longissimus dorsi. Der Intertransversarius zwischen den Querfortsätzen des 2. und 3. Wirbels nimmt eine besondere Stellung ein, indem er an der äußersten Spitze des Querfortsatzes des zweiten Wirbels entspringt und nur bis zur Mitte des Querfortsatzes des 3. Wirbels reicht, während die nach hinten folgenden Intertransversarii alle nach innen von der Querfortsatzspitze gelegen sind und den ganzen Raum bis zum Wirbelkörper ausfüllen. Das abweichende Verhalten der Insertion des Intertransversarius des 2.—3. Wirbels kann aus der größeren Länge des Querfortsatzes des 3. Wirbels erklärt werden. Ecker-Gaupp vermutet eine Beteiligung der ventralen Muskellage an der Bildung des Intertransversarius zwischen 2. und 3. Wirbel. Ich habe keine Abspaltung von Fasern aus der ventralen Lage zur Bildung der Intertransversariianlage konstatiert. Zwischen den Querfortsätzen des 3. und 4. Wirbels unterscheidet Ecker-Gaupp zwei Intertransversarii, einen medialen und einen lateralen, die Intertransversarii der folgenden Querfortsätze bis zu dem des 9. Wirbels stellt er dar als die tiefsten Schichten seiner Pars medialis des Ileo-lumbaris. Ich konnte die Entstehung der Intertransversarii bis zum Querfortsatz des 3. Wirbels vollständig unabhängig von der des Ileo-lumbaris verfolgen. Die jungen Muskelanlagen sind bei ihrer Entstehung wegen der Kürze der Querfortsätze weit voneinander getrennt. Erst im vollkommen ausgebildeten Zustand gehen die Intertransversarii an den Epiphysen unmittelbar in die äußere Muskelgruppe über. Nach seiner Entstehungsart, und da er die Fortsetzung der äußeren Muskelgruppe über den Querfortsatz des 4. Wirbels hinaus bildet, muß ich den von Ecker-Gaupp als lateralen Intertransversarius zwischen Querfortsatz des 3. und 4. Wirbels bezeichneten Muskel als eine selbständige Muskelanlage ansehen, die den in den folgenden Segmenten deutlicher ausgebildeten äußeren Muskelanlagen entspricht, und daher in gleicher Weise von der Anlage der Intertransversarii zu trennen ist. Die veränderten Verhältnisse sind hier unschwer auf die Ausbildung des Schultergürtels und seiner Muskeln zurückzuführen. Daß es in den Segmenten weiter nach vorn nicht mehr zur Ausbildung einer derartigen zweiten Anlage kommt, zeigt, ebenso wie der Mangel eines Querfortsatzes am 1. Wirbel, daß die dem Schädel benachbarten Wirbel sich auch schon beim Frosch in wesentlichen Punkten von den eigentlichen Rumpfwirbeln unterscheiden.

Nach hinten vom neunten Querfortsatz ziehen die Intertransversarii zum Os coccygis und setzen dort neben den hintersten Intercrurales an. Sie bilden zusammen den M. coccygeo-sacralis (Ecker-Gaupp), indem die Intercrurales die kürzeren, medialsten, die Intertransversarii die längeren und lateralsten Fasern liefern. Der Coccygeo-lumbaris v. Kleins wäre demnach mit kleinen Abweichungen der Beschreibung identisch dem Coccygeo-sacralis.

Damit komme ich zur Besprechung der äußeren Muskelgruppe, dem von Ecker-Gaupp so genannten Ileo-lumbaris. Ich sondere die neu entstandene Muskelmasse ebenfalls in einen medialen und lateralen Teil. Der mediale Teil dieser Muskelmasse ist aber nicht identisch mit der Pars medialis von Ecker-Gaupp, da nach diesem Autor aus der Pars medialis die Gruppe der Intertransversarii hervorgehen soll. Vielmehr kann die von mir beschriebene selbständige Muskelanlage der Intertransversarii nur als eine Pars medialis aller zwischen und neben den Querfortsätzen sich ausbildenden Muskelmassen, nicht aber als ein sich absondernder Teil einer einheitlichen Muskelmasse gemeint sein. Nach meinen Beobachtungen haben wir es mit zwei verschiedenen aus den interligamentalen Fasern der dorsalen Stammuskeln hervorgehenden Muskelanlagen zu tun: einer inneren, die sich zur Gruppe der Intertransversarii entwickelt, und einer äußeren Gruppe. Mit dieser äußeren Gruppe verschmilzt in den allerersten Anlagestadien eine aus spindelförmigen Zellen hervorgehende Anlage von Zellsträngen. Nach kurzer Zeit spaltet sich diese Anlage wiederum in einen medialen und einen lateralen Teil. Den lateralen Teil glaubte ich als die in den Zellsträngen sich bildende Muskellage des Ileo-lumbaris deuten zu müssen. Den medialen Teil, d. h. die von Epiphyse zu Epiphyse ziehenden Fasern, habe ich in Einklang mit Goettes Feststellung rudimentärer Rippenanlagen beim Frosch und entsprechend Goettes Sonderung der Intertransversarii in eigentliche Intertransversarii und die nach außen gelegenen Intercostales, ebenfalls als Intercostales angesprochen. Die äußere Muskelanlage zwischen 3. und 4. Wirbel enthält dann nur den medialen Teil der äußeren Muskelanlage und stellt somit einen Intercostalis dar. Nur den lateralen Teil der äußeren Muskelgruppe betrachte ich als Ileo-lumbaris. Die Intercostales erstrecken sich also zwischen den Epiphysen der Querfortsätze vom 9. bis zum 3. Wirbel, der Ileo-lumbaris vom Ileum bis zu den Sehnen der Rippenfortsätze des 7. bis 4. Wirbels. Der von mir beschriebene Ileo-lumbaris entspricht danach vielmehr dem Ileo-lumbaris von Klein mit dem Unterschied, daß dieser die Insertion der Muskelfasern am Querfortsatz des 8. bis 5. Wirbels erfolgen läßt. Goette läßt den Ileo-lumbaris als Extremitätenmuskel entstehen, der vom Ileum an der Seite der Rippenfortsätze bis zum 4. Wirbel zieht und später an deren Enden Ansatz nimmt. »An diesem oberflächlich und isoliert gelegenen Muskel kann man sich am leichtesten überzeugen, wie die von den Extremitätengürteln ausstrahlenden Muskel nicht an der Stelle entstehen, wo sie sich später zeigen, sondern durch Hervorwachsen aus dem betreffenden Gliedergürtel dorthin gelangen. Zugleich läßt sich an dieser Muskelanlage gut beobachten, wie die sie zusammensetzenden Spindelzellen sich in Muskelfasern verwandeln.« Diese Angaben Goettes glaube ich auf die Erscheinungen beziehen zu müssen, die ich als Auftreten von Zellsträngen aus spindelförmigen Zellen und innige Verschmelzung mit der Anlage der äußeren lateralen Muskelgruppe beschrieb. Nachdem in diesen Zellsträngen rasch sich vermehrende Muskelfibrillen aufgetreten sind, sondert sich die neuentstandene Muskellage wieder von der Anlage der später von mir als Intercostales angesprochenen jungen Muskelgruppe. Durch die beschriebene, infolge der Ausbildung des Ileum und der starken Verschiebung der Muskelmassen eintretende Atrophie des neben dem 9. Wirbel gelegenen Muskelsegmentes geht der sehnige Ansatz der Ileo-lumbarisanlage am Querfortsatz des 8. Wirbels verloren, so daß der kräftige Muskelstrang des Ileo-lumbaris hier vom Querfortsatz des 7. Wirbels unsegmentiert über zwei Segmente zum Ileum zieht. Da ich einerseits die Abstammung der die Zellstränge bildenden spindelförmigen Zellen nicht nachweisen konnte, und andrerseits eine Einlagerung von durch Abspaltung aus alten Fasern hervorgegangenen jungen Muskelfasern in die Zellstranganlagen nach meinen Beobachtungen möglich ist, so muß ich die Frage offen lassen, ob der Ileo-lumbaris zu den Stamm- oder zu den Extremitätenmuskeln zu rechnen ist. Ich neige zu der Auffassung, daß in die hinter dem 4. Wirbel segmentiert auftretenden Anlagen der Spindelzellenstränge von den einzelnen Muskelsegmenten stammende Muskelknospen einbezogen werden, die sich mit den Zellsträngen zum Ileo-lumbaris entwickeln. Das Persistieren des embryonalen Muskelbildungstypus am lateralen Rande der ventralen Lage bis zur Zeit der Ausbildung der Spindelzellstränge weist auf die Möglichkeit einer Knospenabgabe an diese Stränge hin. Ein solcher Muskel würde dann einen Übergangstypus zum Extremitätenmuskel darstellen. Jedenfalls kann ich nicht, wie Ecker-Gaupp, lediglich aus dem Umstand, daß die hinterste Portion des Ileo-lumbaris vom Querfortsatz des 7. Wirbels bis zum Ileum unsegmentiert verläuft, diesen Muskel als Extremitätenmuskel ansprechen.

Ecker-Gaupp vermutet die Entstehung seiner Pars lateralis des Ileo-lumbaris, also der von mir als selbständige äußere Muskelanlage beschriebenen Gruppe, aus der ventralen Muskelmasse. Auch ich konnte, besonders in den Stadien und in den Segmenten, in denen die Trennung der Gesamtmuskelmasse nicht durch ein in der Höhe der Querfortsätze gleichmäßig horizontal ziehendes Septum durchgeführt ist, eine Beteiligung der ventralen Muskelfasern an der von mir als äußere beschriebenen Muskelanlage beobachten. Auch in späteren Stadien ist ein Zusammenhang der nach innen von den Epiphysen liegenden jungen Muskellagen mit den ventralen Lagen nachweisbar. Doch glaube ich die aus den ventralen Lagen stammenden Muskelfasern nach der Trennung der äußeren Anlage in einen medialen und einen lateralen Teil, dem medialen Teil, also den Intercostales, zurechnen zu müssen. Daher möchte ich diese später an den Ventralflächen des Rippenfortsatzteiles der Querfortsätze inserierenden Muskelfasern als Intercostales interni und dementsprechend den übrigen, etwas oberhalb und nach außen gelegenen Teil der Intercostalesanlage, als Intercostales externi bezeichnen.

Andrerseits muß ich mit Ecker-Gaupp den M. coccygeo-iliacus, obwohl er ein Beckengürtelmuskel ist, seiner Entstehung nach als Stammuskel bezeichnen. Er entsteht aus der ventralen Masse des proximalsten Schwanzmuskelsegmentes, wahrscheinlich nach demselben Bildungsmodus wie der Ileo-lumbaris und die Intercostales.

Die Andeutung A. Schneiders, daß der Longissimus dorsi (Extensor dorsi communis) aus jungen Fasern innerhalb der Fascien der Larvenmuskeln entsteht, kann ich dahin ergänzen, daß der Longissimus dorsi in seiner ganzen Masse durch Längsteilung der alten larvalen Muskelfasern erneuert wird. Dabei bestätigt sich auch die Beobachtung Schneiders, daß die jungen Muskelfasern von den alten auf Querschnitten durch die Kleinheit ihrer Primitivbündel leicht zu unterscheiden sind, da sie ja Spaltprodukte der alten sind. Auch die stärkere Färbbarkeit mit Eosin und die stärkere Lichtbrechung der jungen Fasern ist eine regelmäßig wiederkehrende Erscheinung. Der Longissimus hat während der Metamorphose seine Gestalt geändert entsprechend der Gestaltsveränderung der Gesamtmuskelmasse. Morphologisch stellt er aber keinen neuen, sondern nur einen wachsenden, ergänzten Muskel dar.

Durch die Ausbildung der Extremitäten fällt beim erwachsenen Frosch diesen die Aufgabe der Lokomotion zu. Die neugebildeten Muskeln des Stammes haben nur noch für die Bewegung der Wirbelsäule zu sorgen, daher wird ein großer Teil der Larvenmuskeln, insbesondere die Schwanzmuskulatur und die ventrale Lage der dorsalen Stammmuskulatur, funktionslos und geht zugrunde. Es bestätigt sich demnach die Beobachtung A. Schneiders von dem Untergang sämtlicher larvaler interligamentaler Fasern. Die Schwanzmuskulatur ist bereits vollständig resorbiert, wenn in der ventralen Muskellage, nachdem die Intercostales angelegt sind, die Resorptionserscheinungen verstärkt auftreten. Die Reduktion geschieht allmählich durch Resorption einzelner Fasern, die dabei wie der Schwanzmuskel das typische Bild der Sarcolyse bieten. Durch sarcolytischen Zerfall der den jungen Muskelanlagen benachbarten alten Fasern werden die jungen Muskelgruppen auch topographisch von den alten Muskellagen deutlich abgesetzt. Die Sarcolyse weist an den Stellen, an denen sie in unmittelbarer Nähe neuer Muskelbildungsstätten auftritt, genau denselben Typus auf wie an andern Punkten, an denen nur Resorption alter Muskelfasern stattfindet. In der Schwanzgegend sah ich die sarcolytischen Fasern stärker von Blutzellen umspült.

Die Sarcolyse stellt sich nach meinen Beobachtungen als ein reiner Abbauprozeß des Myoplasma dar. Vor dem Zerfall sind an den Fasern als einzige Allgemeinerscheinungen starker Kernreichtum und sehr oft Auflockerung der Fibrillenmassen der Faserbündel zu beobachten. Der Zerfall einer Faser, nachdem er einmal eingeleitet ist, erstreckt sich sehr rasch über die ganze in einem Sarcolemmschlauch liegende Faser. Besondere Erscheinungen, wie das Auftreten von Verdichtungsknoten, wie sie von Schaffer als die Sarcolyse einleitende Gewebsveränderungen beschrieben wurden, konnte ich nicht beobachten. Die Kerne der Fasern wachsen an und nehmen in den aufgelockerten Fibrillenmassen alle Stellungen von der zur Längsachse parallelen bis zu der dazu senkrechten ein. Es kann dabei zur Bildung einer zentralständigen Kernreihe kommen. Die Übereinstimmung im Verhalten der Kerne der degenerierenden Fasern mit den Fasern, durch deren Aufspaltung Muskelneubildung eingeleitet wird, ist so auffallend, daß ich glaube, beide Erscheinungen als denselben reaktiven Kernvermehrungsprozeß ansehen zu dürfen, der in dem einen Fall bei Vorhandensein von noch bildungsfähigem Sarcoplasma und umbildungsfähigem Myoplasma der Muskelfasern zur Neubildung, im andern Falle zur Degeneration des Myoplasmagewebes führt. Der in beiden Fällen in unmittelbarer Nachbarschaft der Faser auftretende Reichtum an Blutgefäßen ist danach Ausdruck ein und desselben hyperämischen Zustandes. Die in einzelne Fibrillensäulchen aufgespaltenen oder auch nahezu in Einzelfibrillen aufgelockerten Faserbündel zerfallen in der Regel nicht in ihrer ganzen Quere durch einheitliche Bruchlinien. Vielmehr sind die Bruchlinien nur für die einzelnen Muskelsäulchen oder für einige benachbarte Fibrillen einheitlich, so daß die einzelnen Bruchstücke, die immer der Lage nach im Verband der alten Faser bleiben, von vornherein äußerst unregelmäßig angeordnet sind und kurz nach dem Zerfall teilweise ein zerfetztes Aussehen haben können. Aus dem Umstand, daß die Fasern sich fibrillär auflockern auch an Stellen, an denen keine Muskelzellen zu finden sind, und daß auch der quere Zerfall keinerlei direkte Beziehung zum Auftreten bestimmter Zellformen zeigt, glaube ich den Schluß ziehen zu müssen, daß als Folge der Kernvermehrung eine Veränderung des Sarcoplasma vor sich geht. Die Anhäufung des Sarcoplasma um die großen Kerne bei der Bildung von Kernreihen läßt die Annahme zu, daß die anwachsenden Kerne das zwischen den Fibrillen vorhandene Sarcoplasma an sich ziehen, oder daß eine Vermehrung des Sarcoplasma auf Kosten des Myoplasma erfolgt. Mit dieser Annahme ließe sich die Vorstellung BARFURTHS vereinen, wonach die Sarcolyse ein Gerinnungsvorgang sein soll. Jedenfalls glaube ich einen passiven Zerfall der vorher durch Gewebsveränderung brüchig gewordenen Fibrillen annehmen zu müssen. Nach dem Zerfall zeigen die Zellkerne in der Regel einen Plasmasaum, der anwächst und schließlich die Bruchstücke der Muskelfaser, die eigentlichen Sarcolyten, einhüllt. Die Sarcolyten zeigen noch lange deutliche Querstreifung, die den abgerundeten und gekrümmten Formen das Aussehen von Maden gibt. Der Verlust der Querstreifung und die homogene dunklere Färbbarkeit der Myoplasmaschollen deutet auf weitere Veränderung des Myoplasma hin. Bei dieser Gewebsveränderung glaube ich den Muskelzellen und deren Plasma eine aktive Rolle zuschreiben zu können. Ich schließe mich daher den Vertretern der Theorie eines Abbaues der Sarcolyten durch das Plasma der früheren Muskelzellen an. In der Überschwemmung der sarcolytischen Fasern durch Blutzellen, wie sie nach Zerfall der Fibrillenmasse erfolgen kann, erblicke ich lediglich eine Hyperämie, die bei der Fortschaffung der schon abgebauten Produkte mithilft. Irgendwelche Verwendung von Elementen der sarcolytischen Fasern als Bildungselemente jungen

Muskelgewebes konnte ich nie beobachten. Vielmehr sprechen alle meine Beobachtungen gegen eine solche Annahme. Die Sarcolyse ist die Umkehrung des geweblichen Differenzierungsprozesses der Muskelneubildung; dieselben Elemente, die bei der Muskelneubildung das Myoplasma differenzierten, bauen es bei der Sarcolyse auch wiederum ab.

Der Sarcolyse kommt nur insofern eine morphogene Bedeutung zu, als durch sie ganze Muskellagen abgebaut werden. Die Sarcolyse bringt demnach die durch die Muskelneubildung erfolgte Gestaltsveränderung der dorsalen Gesamtmuskelmasse des Frosches mit dem Abschluß der Metamorphose zur klaren Ausprägung.

Zusammenfassung.

Die morphologischen Sonderungsvorgänge, die während der Metamorphose zur Umlagerung der dorsalen Stammuskulatur aus der Höhe in die Breite und zur Trennung in eine dorsale und ventrale Lage führen, beginnen schon in sehr frühen Larvenstadien und sind auch mit der Ausbildung der Querfortsätze noch nicht abgeschlossen. Die morphogenen Vorgänge vollziehen sich in allen Segmenten gleichartig, aber nicht gleichzeitig.

Die Veränderung des Muskeltypus wird verstärkt durch die Anlage neuer, zwischen Skeletteilen sich entwickelnder Muskelgruppen.

Die Resorption der alten interligamentalen Muskelfasern, insbesondere der ventralen Lage, beendet den Übergang vom Fischmuskeltypus zum Muskeltypus der höheren Wirbeltiere.

Die Anlage der neuen, zwischen den Skeletteilen sich entwickelnden Muskelgruppen stellt sich als Regenerationsprozeß dar und geschieht durch Abspaltung junger Muskelfasern von den alten Fasern.

Von den obersten Schichten der anwachsenden larvalen Längsmuskellage sondern sich als frühste Anlage die von Wirbelbogen zu Wirbelbogen ziehenden Mm. intercrurales ab. Die Wachstumsdifferenz zwischen Skelett und Längsmuskulatur hat eine frühzeitige und je nach Segment verschieden ausgeprägte Trennung der jungen Intercrurales von ihren Ursprungssegmenten zur Folge.

Während der durch Regeneration der dorsalen Längsmuskellagen sich vollziehenden Umformung dieser Lagen zum Longissimus dorsi, gehen zwischen den Querfortsätzen ebenfalls aus Wachstumszonen des Longissimus eine innere und eine äußere Muskelgruppe hervor, die von Querfortsatz zu Querfortsatz ziehen.

Die innere Gruppe ist in ihrer Anlage einheitlich und stellt die eigentlichen Mm. intertransversarii dar. Der vom 9. Wirbel zum

Os coccygis ziehende Intercruralis bildet mit dem entsprechenden Intertransversarius zusammen den M. coccygeo-sacralis.

Die äußere der zwischen den Querfortsätzen sich entwickelnden Muskelanlagen ist ihrer Entstehung nach nicht einheitlich. An ihrer Bildung beteiligen sich junge Muskelfasern sowohl der dorsalen als auch der ventralen Lage, ferner vereinigt sich mit ihr eine am Epiphysenende der Querfortsätze des 4.—7. Wirbels aus spindelförmigen Zellen hervorgehende besondere Anlage, in der sich junge Muskelfasern entwickeln. Die Gesamtheit dieser Anlage sondert sich später wieder in eine laterale und eine mediale Lage. Die medialen, von Epiphyse zu Epiphyse ziehenden Muskelfasern sind ihrer Entstehung nach Mm. intercostales. Sie sind in eine obere äußere und eine untere innere Lage gespalten, von denen die erstere den Mm. intercostales externi, die letztere den Mm. intercostales interni entspricht.

Die lateralen, von den sehnigen Fortsätzen der Epiphysen des 4.—7. Wirbels entspringenden und am Ileum ansetzenden Fasern bilden den M. ileo-lumbaris.

Der M. coccygeo-iliacus geht aus der ventralen Masse des proximalsten Schwanzsegmentes in ähnlicher Weise hervor.

Der Abbau der alten Muskelfasern geschieht durch Sarcolyse. Die Sarcolyse hat keine eigentlich histiogene Bedeutung. —

Straßburg (Elsaß), im Oktober 1916.

Literaturverzeichnis.

1a. Barfurth, Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarcoplasten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

1b. — Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

2. Bataillon, Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures. Anal. de l'Université de Lyon. Tom. II. 1891.

3. Dugès, Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.

4. A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches von Gaupp. I. Braunschweig 1896.

5. Felix, Über Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLVIII.

6. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Kassel und Berlin 1885.

7. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

8. Klein, Dr. v., Beiträge zur Anatomie der ungeschwänzten Batrachier. Württ. naturwiss. Jahreshefte. 1850.
9. Loos, Über Degenerationserscheinungen im Tierreich. Fürstl. Jablonowskische Gesellschaft. Leipzig. Nr. 10. 1889.
10. Margo, Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachstum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Naturwiss. Kl. Bd. XX. 1862.
11. Mayer, S., Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. Prager Zeitschr. f. Heilkunde. Bd. VIII.
12. Metschnikoff, La phagocytose musculaire. I. Part. Anal. de l'Institut Pasteur. 1892.
13. Nauwerck, Über Muskelregenerationen nach Verletzungen. Jena 1890.
14. Neumann, E., Über Heilungsprozeß nach Verletzungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.
15. Paneth, Die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern aus Sarcoplasten. Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wiss. Abt. III. Bd. XCII. 1885.
16. Schaffer, J., Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Abt. III. Bd. CII. 1893.
17. Schneider, A., Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Anhang. Berlin 1879.
18. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere.
19. Steinheim, Die Entwicklung des Frosch-Embryos. Abhdl. aus d. Geb. d. Naturwiss. Hamburg 1846.
20. Waldeyer, Über die Veränderung der quergestreiften Muskeln bei der Entzündung, sowie über Regeneration derselben nach Substanzdefekten. Arch. f. Pathol., Anat. u. Phys. Bd. XXXIV. 1865.
21. Zenker, Über die Veränderung der willkürlichen Muskeln im Typhus abdominalis. Leipzig 1864.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

m, Muskelsegment;
ch, Chorda;
c, Cölom;
wz, Wachstumszone;
fa, alte Fasern;
fi, junge Fasern;
mo, obere Muskellage;
mu, untere Muskellage;
q, Querfortsatz;
mk, Muskelkerne;
fl, Fibrillen;
ic, Intercrurales;
itr, Intertransversarii;
al, äußere junge Muskellage;
ice, Intercostales externi;
ici, Intercostales interni;
ilu, Ileo-lumbaris.

Tafel II.

Fig. 1. Sagittalschnitt einer wenige Tage alten Larve. Die Muskelsegmente *m* sind tütenartig ineinander geschoben. Apochromat 16 mm, Kompens.-Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 25,5 cm.

Fig. 2. Querschnitt durch vordere Körperregion einer sehr jungen Larve. Die Muskelmasse *m* ist zusammengesunken und weicht zur Seite des Nervenrohres seitlich aus. Allgemeine Bezeichnungen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 25,5 cm.

Fig. 3. Querschnitt durch vordere Körperregion einer etwas älteren Larve. Die Umlagerung der Muskelmassen ist fortgeschritten. *bf*, bindegewebige Fascie. Allgemeine Bezeichnungen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 25,5 cm.

Fig. 4. Querschnitt durch eine etwas ältere Larve. Mit dem Auftreten des bindegewebigen Septum *s* ist die Trennung in eine obere Lage *mo* und eine untere Muskellage *mu* zum vorläufigen Abschluß gebracht. *u*, Wirbelbogen. Allgemeine Bezeichnungen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 28 cm.

Fig. 5. Larve, bei der die hinteren Extremitäten fünf Zehen erkennen lassen. In der Höhe des Gelenkfortsatzes *po* sind die jungen Fasern noch nicht von der Wachstumszone abgesetzt. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 25 cm.

Fig. 6. Frontalschnitt einer Larve mit beiden Extremitätenpaaren. Die medialsten Fasern des Segmentes *m* haben sich am Wirbelbogen angeheftet, sind aber noch nicht von der benachbarten Muskelmasse abgesetzt. Bei Segment *m* ist die junge Muskelgruppe *ic* gegen das Ursprungssegment verschoben. Apochromat 16 mm, Ocular 2 Zeiss, Vergr. 31, Auszug 42 cm.

Fig. 7. Querschnitt einer Larve, deren Schwanz bis auf einen Stummel reduziert ist. Die jungen Muskelgruppen *itr* und *al* zwischen den Querfortsätzen des 6. und 7. Wirbels. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 42 cm.

Fig. 8. Frontalschnitt eines Tieres mit ausgebildeten Extremitätenpaaren. Muskelsegment *m* bei Ileum *J* atrophisch. Die laterale Lage *ilu* der jungen Muskelgruppen zwischen den Querfortsätzen des 7. und 8. Wirbels nach hinten verlagert und bilden mit der äußeren Gruppe des nächsten Segmentes eine Lage. Apochromat 8 mm, Zeiss, Vergr. 62, Auszug 42,5 cm.

Fig. 9. Frontalschnitt eines fast vollständig entwickelten Tieres. *itr*, *ice*, *ilu*, allgemeine Bezeichnungen. Achromat a. Compens.-Ocular 8 mm, Auszug 25 cm.

Tafel III.

Fig. 10. Querschnitt einer Larve, bei der zwei Pigmentflecken als Rest des Schwanzes zu sehen sind. Die äußere junge Muskellage *al* ist mit der medialen jungen Muskelgruppe *itr* zu einer Lage verschmolzen. *fi*, junge Fasern der unteren Muskellage inserieren an der Ventralfläche der Epiphyse. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 20,5 cm.

Fig. 11. Querschnitt eines Tieres mit reduziertem Schwanz. An der äußeren Muskellage eine mediale Lage *ice* und eine laterale *ilu*. Apochromat 4 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 250, Ausz. 25 cm.

Fig. 12. Schwanzsegment. Frontalschnitt eines Tieres mit ausgebildeten Extremitätenpaaren. *ci*, der aus dem proximalsten Schwanzsegment hervorgehende Coccygeo-iliacus. Das nächstfolgende Segment *m* nicht an der Bildung der jungen Muskelgruppe beteiligt. Dunkle und helle Zonen der alten Fasern.

Vielfach Querbruch an den hellen Zonen. Apochromat 16 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 62, Auszug 20,5 cm.

Fig. 13. Längsschnitt eines Tieres mit Durchbruch der vorderen Extremitäten. *mk*, Muskelkern. *pf*, Pigment in dem Sarcoplasma der Faser; *pk*, periphere Kerne der alten Faser *fa*; *sf*, Sarcoplasmafaser. Apochromat 4 mm, Ocular 2 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 42 cm.

Fig. 14. Längsschnitt eines Tieres, dessen vordere Extremität durchgebrochen ist. *itr*, Intertransversariigruppe. Sarcoplasmafaser *sf* zeigt Muskelfibrillen *mf*. Homog. Imm. 2 mm, Ocular 8 Zeiss, Vergr. 1000, Auszug 24 cm.

Fig. 15. Frontalschnitt eines Tieres mit beiden Extremitätenpaaren. *kr*, Kernreihe einer Faser; *fa*, alte Faser mit gelockerten Fibrillen. Apochromat 4 mm, Ocular 2 Zeiss, Vergr. 125, Auszug 41 cm.

Fig. 16. Frontalschnitt eines Tieres wie Fig. 15. Es finden sich alle Übergänge von der Kernreihe *kr* bis zu zerstreut angeordneten Kernen *mk*, Lockerung der Fibrillen, wellige Anordnung, Zerfall der Fibrillenbündel. Apochromat 4 mm, Ocular 4 Zeiss, Vergr. 250, Auszug 25 cm.

Tafel IV.

Fig. 17. Querschnitt einer Larve, deren hintere Extremität eine deutliche Kniebeuge zeigt. Wachstumszone *wz*. Die medialsten Fasern derselben durch eine pigmentierte Fascie abgesondert. *fa*, alte, *fi*, junge Fasern. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Fig. 18. Querschnitt hinter dem vierten Querfortsatz eines Tieres, dessen hintere Extremität fünf Zehen erkennen läßt. In der Randzone der ventralen Lage embryonale Muskelfasern *ef*, die fast zu gleichen Teilen aus Fibrillen *fl* und Sarcoplasma *sp* mit großen Muskelkernen *mk* bestehen. *zs*, Zellstrang. Apochromat 8 mm, Ocular 4 Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Fig. 19. Frontalschnitt einer Larve mit deutlich differenzierter Extremität. Am lateralen Rande Kerne *ik*, deren Zellen sich zu Fasern ordnen. *fi*, junge Fasern mit Fibrillenlage *fl* und Plasmasaum *sp*; *mk*, Muskelkerne. Apochromat 4 mm, Ocular 8 Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Fig. 20. Frontalschnitt einer Larve mit ausgebildeten Extremitätenpaaren. *fa*, alte, *fi*, junge Fasern. Dazwischen eine sarcolytische Faser *fs*. Die Sarcolyten *Sa* zeigen Querstreifung. *bg*, Blutgefäße. Apochromat 4 mm, Ocular 4 mm Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Fig. 21. Frontalschnitt aus Stadium wie Fig. 19. *wf*, wellenförmige Fibrillen, fortgeschrittene Resorption der Sarcolyten; *mp*, Myoplasmaschollen eingelagert in Plasma der Muskelzellen *mk*. Apochromat 4 mm, Ocular 4 mm Zeiss, Zeichnung vergrößert.

Das Gefäßsystem von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.).

Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden.

Von

Hermann Baumann.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 35 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite
1. Einleitung und Literaturüberblick 247
2. Material und Methoden 249
A. Das Herz und Pericard 250
  a. Das Pericard 250
  b. Die äußere Struktur des Herzens 252
    1. Die Ligamente 252
    2. Die Ostien 255
    3. Die Formveränderung bei der Systole und Diastole 256
  c. Die innere Struktur des Herzens 257
B. Die Arterien 260
  I. Die Aorta mediana 260
    1. Das Cor frontale 260
    2. Die Gehirnarterie 263
    3. Die Arteria optica 265
    4. Die Arteria minor der ersten Antenne 266
  II. Die Arteriae laterales cephalicae 268
    A. Der Ramus internus 269
      1. Die Arterie des globuligenen Organs 269
      2. Die hinteren Magenarterien 271
        a. Die Arteria gastrica posterior prima 271
        b. Die Arteria gastrica posterior secunda 272
        c. Die Arteria gastrica posterior tertia 273
    B. Der Ramus externus 273
      1. Die Arteria rostralis 275
      2. Die Arteria gastrica anterior 275
      3. Die Arteria maior der ersten Antenne 276
      4. Die Arteria oculomotoria 279
      5. Die Arteriae glandulae viridis 281
      6. Die Arterie der zweiten Antenne 282

Seite
III. Die Arteriae hepaticae 283
IV. Die Arteria dorsalis pleica 285
Die Arteriae laterales abdominales 285
1. Die Arteriae genitales 287
2. Die Arteria pedis spurii 289
3. Der Periintestinalring 293
4. Die Arterien der Uropoden 294
V. Die Arteria subneuralis 294
A. Die Arteria descendens 294
B. Der rostrale Teil der Arteria subneuralis 296
1. Die Arterie eines Gehfußes 298
2. Die Arterie des dritten Kieferfußes 301
3. Die Arterie des zweiten Kieferfußes 302
4. Die Arterie des ersten Kieferfußes 302
5. Die Arterie der zweiten Maxille 303
6. Die Arterie der ersten Maxille 304
7. Die Arterie der Mandibel und des Schlundes 306
a. Die Arteria mandibularis 306
b. Die Arteria renalis posterior 306
c. Die Arteria oesophagi 306
C. Der caudale Teil der Arteria subneuralis 307
1. Die Arterie des ersten Abdominalsegmentes 308
2. Die Blutversorgung des Telson 308
Literaturverzeichnis 309
Erklärung der Abkürzungen des Blutgefäßsystems 310
Erklärung der Abkürzungen der Nervatur nach W. Keim 311
Erklärung der Abkürzungen der Muskulatur nach W. Schmidt 311
Erklärung der Abkürzungen der Magenmuskulatur nach Mocquard 312
Erklärung der übrigen Abkürzungen 312

1. Einleitung und Literaturüberblick.

Die ältesten Arbeiten über den Flußkrebs enthalten bereits Angaben über das Blutgefäßsystem. Es sind da die Beschreibungen von Willis (1672), Swammerdam (1720) und Roesel von Rosenhof (1755) zu nennen. Sie fanden das Herz und die Gefäße, außer den tiefer liegenden, den Leberarterien und der Sternalarterie. Cuvier (1805) untersuchte dann den Flußkrebs, um festzustellen, ob der Blutkreislauf der Crustaceen ein offener oder ein geschlossener sei, und kam zu dem Ergebnis, daß sich bei ihnen wie, nach seiner Ansicht, bei den Mollusken ein geschlossenes Gefäßsystem fände. Als Venen betrachtete er die wandungslosen Blutsinus, durch die das Blut in die Kiemen gelangt. Von den Kiemen führten angeblich Gefäße, die Vasa branchiocardiaca, unmittelbar in das Herz. Dieser Ansicht schlossen sich AUDOUIN und MILNE EDWARDS (1827) an. Dagegen machten LUND und SCHULZ (1829, 1830) auf das Fehlen der Wandungen bei den sogenannten Venen aufmerksam und darauf, daß in die Blutbahn von den Kiemen zum Herz das Pericard eingeschaltet ist. Die Frage, ob der Blutkreislauf bei den Decapoden ein geschlossener sei, war damit in negativem Sinn beantwortet. Dadurch, daß das Hauptgewicht bei diesen sämtlichen Untersuchungen auf einer physiologischen Frage lag, wurde die Kenntnis der Morphologie des Gefäßsystems, abgesehen von der Arbeit von MILNE EDWARDS (1827), nicht gefördert.

Erst BOUVIER (1891) untersuchte das Gefäßsystem einer größeren Anzahl von Decapoden vergleichend-anatomisch. Diese Untersuchung ist die letzte und eingehendste über diesen Gegenstand und auf ihr fußen auch die Darstellungen von ORTMANN in BRONNS »Klassen und Ordnungen« und von GIESBRECHT in LANGS »Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere«. BOUVIER kam es darauf an, im allgemeinen den Irrigationsbezirk der sieben Hauptgefäße bei den verschiedenen Decapodenfamilien zu vergleichen. Dementsprechend fehlt bei ihm eine bis ins einzelne gehende Schilderung des Verlaufs der Arterien. Alle bis 1891 vorliegenden Arbeiten werden übrigens von ihm einzeln aufgezählt und gewürdigt, so daß nicht von neuem jeweils auf sie zurückgegriffen werden braucht.

Die Arbeiten von CLAUS (1884, 1886) behandeln die Verhältnisse hauptsächlich von Larven der Podophthalmen und sind aus diesem Grund nur selten heranzuziehen.

Vom Decapodenherz gibt nur LEMOINE in seiner Arbeit »Anatomie de l'Ecrevisse« (1868) eine eingehende Beschreibung und zwar vom Herz des Hummers, da ihm der Flußkrebs für diese Untersuchung als zu klein erschien. In allen anderen Arbeiten von DEZSÖ (1876), DOGIEL (1876, 1894), PLATEAU (1880) beschränken sich die Angaben auf das Augenfälligste.

Die vorliegende Arbeit schließt sich an die im hiesigen Institut gemachten Untersuchungen über die Muskulatur (W. SCHMIDT) und das Nervensystem (W. KEIM) von *Astacus fluviatilis* an. Sie soll dementsprechend eine zusammenhängende Übersicht über die morphologischen Verhältnisse des Blutgefäßsystems geben. Zuerst war sie von PAUL SCHRÖDER aus Buckow i. M. begonnen worden. Als der Krieg ausbrach, zog SCHRÖDER als Kriegsfreiwilliger mit hinaus. In den Kämpfen von Langemarck im Herbst 1914 wurde er schwer verletzt und erlag seinen Wunden am 18. November 1914.

Bei der Schilderung des Gefäßverlaufs mußte naturgemäß auch auf den Bau der einzelnen Organe eingegangen werden. Da die im hiesigen Institut begonnenen Arbeiten hierüber durch die besonderen Umstände der letzten Jahre nicht beendigt werden konnten, mußte auf ältere Arbeiten zurückgegriffen werden. Dies gilt vor allem von dem Exkretionsorgan und dem Verdauungsapparat mit seinen Anhangsdrüsen. Es liegen dafür zwei französische Arbeiten vor: MOCQARD (1883) behandelt vergleichend-anatomisch den Bau nur des Kaumagens der Decapoden, und in derselben Weise bearbeitete MARCHAL (1892) die Antennendrüse. Der Gefäßverlauf in diesen Organen wurde daher nur so weit verfolgt, als er keine Neuuntersuchung der Organe selbst voraussetzt. Es wurden natürlich auch die allgemeinen Darstellungen von HUXLEY: »Der Krebs« und von ORTMANN und GIESBRECHT berücksichtigt.

Für die Arterienstämme wurden die GIESBRECHTschen Bezeichnungen übernommen. Soweit es notwendig war, besondere Benennungen einzuführen, ergaben sie sich aus der Beziehung der Gefäße zu den Organen, Muskeln und Nerven, bei den letzteren in Anlehnung an die Bezeichnungen von W. SCHMIDT und W. KEIM. Ebenso war es mir, dank dem Entgegenkommen von Herrn Dr. SCHMIDT und Dr. KEIM möglich, meine Zeichnungen häufig im engen Anschluß an die ihren anzufertigen.

An dieser Stelle möchte ich auch meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. KORSCHELT für seine Anregung zu dieser Arbeit und für sein stetes Interesse an ihr herzlich danken.

2. Material und Methoden.

Die Untersuchungen wurden an zwei Varietäten von *Astacus fluviatilis* vorgenommen, an *Astacus fluviatilis nobilis* HUXLEY und an *Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLTZ. Sie wurden mittels verschiedener Injektionsmethoden ausgeführt. Die Lebendinjektion wurde in der Weise vorgenommen, daß die Tiere in einem Wachsbecken mit RINGERscher Lösung mit Nadeln fixiert wurden, und der von der Nacken- und den Branchiocardialfurchen umgrenzte Teil des Rückenschildes ihnen entfernt wurde. Zur Injektion ist die käufliche flüssige Tusche nicht verwendbar. Es tritt sofort Herzkrampf ein. Feste chinesische Tusche wurde mit einem Pinsel feucht abgerieben und der so erhaltene

Tuschestaub in Ringerscher Lösung suspendiert. Diese Flüssigkeit wurde durch die Dorsalostien in das freigelegte Herz eingeführt, sobald sie nur noch schwer tropfbar war; dann ist der Tuschegehalt ein so großer, daß 0,2—0,5 ccm der Flüssigkeit zur Injektion eines etwa 11 cm großen Tieres ausreichen. Für diese Methode eignet sich *Astacus leptodactylus* wegen seiner größeren Widerstandsfähigkeit besser; sein Herz schlägt nach der Injektion bis zu $1^1/_2$ Stunden ganz regelmäßig, dadurch werden alle feinen Gefäße, so im Gehirn, in den Augenganglien, den Muskeln und der Hypodermis sehr deutlich injiziert, während in den größeren Gefäßstämmen die Tuschekörner nicht festgehalten werden. Darum wurden zur Ergänzung Gelatineinjektionen an Tieren vorgenommen, die mit starker, 8% Kokainlösung getötet waren. Der Gelatine wurde Berlinerblau zugesetzt und die warmflüssige Masse dorsal vom Herz aus in die Gefäße direkt injiziert. Ein Abbinden der Arterien war bei gelungenen Injektionen nicht nötig, da die Klappen, die im Leben die Arterien gegen das Herz hin nach jeder Systole verschließen, den Rückfluß der Masse verhinderten. — Die von Plateau angegebene Berlinerblau-Gummi arabicum-Injektion am lebenden Tier erwies sich als minder günstig. — Die Tiere wurden nach der Injektion in 5% Formalin aufbewahrt. Die Präparation erfolgte mit dem Zeissschen Binocular (a_0, 2), bei kleineren Körperabschnitten nach deren Einbettung in Paraffin. Solche, die auch dann nur schwierig ohne jegliche Zerreißung auf die Gefäße hin zu präparieren waren, wurden nach Alkoholbehandlung in toto in Nelkenöl aufgehellt. Dies gilt vor allem für die Geißeln der Antennen, die Flagellen an den Mundextremitäten und die Abdominalextremitäten.

Für die Untersuchung des Herzens wurden die Tiere — ohne Injektion — in 70% Alkohol gehärtet, da hierdurch die Flächen, Kanten und Muskelzüge deutlicher als nach Formalinkonservierung hervortreten.

A. Das Herz und Pericard.

a. Das Pericard.

Das Centralorgan des Blutgefäßsystems ist das Herz. Äußerlich ist seine Lage durch das ungefähr rechteckige Feld, das auf beiden Längsseiten durch die Branchiocardialfurchen, rostral durch die Nackenfurche, caudal durch den Rand des Cephalothorax begrenzt wird, gekennzeichnet. Das Herz liegt nicht unmittelbar zwischen den andern Organen, sondern in einem Hohlraum, dem Pericardialsinus, der bis auf die Einmündungen der Vasa branchio-cardiaca, der Kanäle, die das Blut aus den Kiemen in den Sinus führen, allseitig geschlossen ist. Auf jeder Längsseite sind sechs Vasa branchio-cardiaca vorhanden, die sich aber paarweise kurz vor ihrer Einmündung in den Sinus vereinigen, so daß dieser jederseits drei Öffnungen trägt. Die Abgrenzung des Pericardialsinus gegen die anliegenden Organe geschieht durch ein Septum (Fig. 2 *P*). Es bildet vor allem den Boden des Sinus, der den Geschlechtsorganen aufliegt. Der Boden ist vorn und hinten seitlich in je zwei Zipfel ausgezogen. Die zwei vorderen reichen zwischen die Leber und die Epimeralplatten hinein, während die hinteren bis an die Musculi obliqui anteriores 2 (Fig. 25 $obl.a_2$) herantreten. — Es sei schon hier auf die guten Abbildungen (Fig. 4—6, Taf. I) in der eingehenden morphologischen und histologischen Arbeit von WETTSTEINS (1915) über das Pericard und sein Septum verwiesen. — Der Boden zeigt im Querschnitt dorsalwärts eine leichte convexe Krümmung. In ihm verlaufen von seinen Seitenrändern gegen die Mittellinie zu acht Muskelbündel derart, daß ein mittlerer Streifen, der etwa ein Drittel der ganzen Bodenbreite ausmacht, freibleibt (WETTSTEIN, Taf. I, Fig. 4). Rostral und caudal schlägt das Septum dorsalwärts um und bildet so die Rostral- und Caudalwandung des Sinus. Die Vorderwand steigt caudal der Leber und der paarigen Gonadenteile empor und verschmilzt mit der dorsalen Hypodermis. In der Mittellinie zieht sie sich keilförmig etwas rostralwärts und erreicht die Hypodermis zwischen den paarigen Gonadenteilen (Fig. 4 *P*). In ihrem medianen Teil ist sie fünfmal durchbohrt durch die fünf vorderen Arterien: die Aorta mediana und die paarigen Arteriae laterales cephalicae (Fig. 4 *Ao.m.*, *A.l.c.*) und Arteriae hepaticae (Fig. 2 *A.h*). Die hintere Pericardialwand scheidet den Sinus von der tiefen Abdominalmuskulatur. Ventral wird sie in der Medianlinie von der Arteria dorsalis pleica durchbrochen (Fig. 2 *B*). An den Seiten tritt sie an die ins Pericard ziehenden medianen Teile der Musculi dorsales profundi (Fig. 1 *dp*) heran und geht in deren Sarcolemm über. Dorsal heftet sie sich am Rostralrand des ersten Abdominalsegmentes an der Hypodermis an (Fig. 2). Seitlich heftet sich der Sinusboden an die Körperwandung an und erstreckt sich bis zu den Einmündungsstellen der Vasa branchio-cardiaca. Dorsal dieser Einmündungen hat der Sinus keine eigene Wandung, sondern wird von der Hypodermis selbst ausgekleidet.

Im Querschnitt betrachtet, hat der Sinus die Form eines Tunnels, wie schon PLATEAU (1880) angibt. Der gewölbte Boden und ein kleiner

Teil der Seitenwand wird vom Septum, der größte Teil der Seitenwand und das eigentliche Tunnelgewölbe von der Hypodermis gebildet (v. Wettstein, Taf. I, Fig. 5). Im Längsschnitt ist der Sinus kahnförmig mit steiler Vorder- und schräg aufsteigender Hinterwand (Fig. 2, Wettstein, Taf. I, Fig. 6).

Die Befestigung des Sinus geschieht außer durch die seitliche Verwachsung des Septums an der Körperwand durch zahlreiche bindegewebige Fasern an den anliegenden Organen.

Die vorliegende Untersuchung konnte die Ergebnisse der Wettsteinschen Arbeit lediglich bestätigen.

b. Die äußere Struktur des Herzens.

1. Die Ligamente.

Das Herz ist in diesem Pericardialsinus durch Ligamente befestigt, und zwar derart, daß das Herz rostral beinahe die Vorderwand des Sinus berührt, während zwischen ihm und der caudalen Pericardwand ein beträchtlicher Raum frei bleibt (Fig. 2). Dementsprechend durchbohren die fünf aus der rostralen Herzwand entspringenden Gefäße sehr bald die Pericardwand, indessen von der Arteria dorsalis pleica ein Teil, nämlich der Bulbus arteriosus noch im Sinus liegt (Fig. 2 *B*). Mit Lemoine (1868) kann man sechs hauptsächliche Ligamente unterscheiden: 1 Ligamentum anterius, 2 Ligamenta latero-anteriora, 2 Ligamenta latero-posteriora, 1 Ligamentum posterius, von denen jedes sich aus zwei oder mehreren Strängen zusammensetzt. Diese Ligamente geben dem Herz seine bekannte ungleichseitig-sechseckige Form, wobei zwei Ecken in der Medianlinie des Körpers liegen. Die Diagonale dieser zwei Ecken stellt die Längsachse des Herzens dar.

Das Ligamentum anterius (Fig. 1 *L.a*) findet sich an der vorderen Herzspitze über der Austrittsstelle der Aorta mediana (Fig. 1 *Ao.m*). Lemoine wies bereits darauf hin, daß dieses Ligament ebenso wie das Ligamentum posterius (Fig. 1, 2 *L.p*) an der hinteren Herzspitze aus zwei Strängen besteht. Auf der Dorsalseite des Herzens finden sich aber noch weitere Ligamente, und zwar zwei in der Medianlinie, die Ligamenta dorsalia mediana (Fig. 1, 2 $L.a.m_1,\ _2$) und je eines vor und hinter jedem Ostium dorsale, Ligamentum Ostii dorsalis anterius und posterius (Fig. 1, 2 *L.O.d.a* und *p*). Diese Ligamente sind einfach. Alle zusammen dienen der Befestigung des Herzens am dorsalen Integument.

Jedes Ligamentum latero-anterius setzt sich aus drei Strängen zusammen, die dicht beieinander am Herz entspringen (Fig. 2 *L.l.a*). Zwei Stränge (*a*, *b*) befestigen es an dem Musculus dorsalis profundus thoraco-abdominalis, nahe seiner Insertion an der Epimeralplatte. Ein dritter Strang (Fig. 2 *L.l.a:c*) zieht ventralwärts nach vorn und heftet sich in der Ecke, in der Rostral- und Lateralwand des Pericards mit dessen Boden zusammenstößt, fest. Auf diese Weise wird das Herz vorne beiderseits stark ventralwärts gekrümmt (Fig. 1, 2, 4). Von der Dorsalseite betrachtet, sind die Ligamenta latero-anteriora verdeckt,

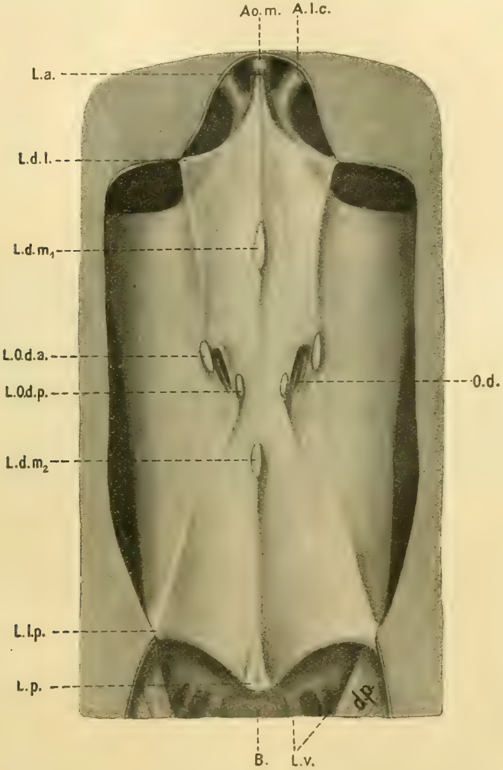


Fig. 1.

Dorsalseite des Herzens nach Entfernung des Carapax: Die Dorsalligamente und Dorsalostien. Die Buchstabenerklärungen für sämtliche Figuren finden sich am Schluß der Arbeit.

da über sie schräg nach vorne und dorsal die medianen Teile der Musculi laterales thoraco-abdominales (Fig. 4 *l.th.m*) verlaufen.

Ungefähr an der Anheftungsstelle des Musculus lateralis thoraco-abdominalis (Fig. 4 *l.th.m*) inseriert jederseits noch ein zartes Ligament, Ligamentum dorsale laterale (Fig. 1, 2 *L.d.l*), das an der Kante, die die Dorsalwand des Herzens mit der Rostralwand bildet, entspringt und sie zipfelförmig auszieht (Fig. 1).

Die Ligamenta latero-posteriora sind sehr kurz und breit (Fig. 1, 2, 4 *L.l.p*). Von der Dorsalseite betrachtet, erscheinen sie lediglich als zwei spitz ausgezogene Herzecken (Fig. 1, 4). In der Seitenansicht zeigt sich, daß noch zwei Stränge jeweils an ihrer Bildung beteiligt sind (Fig. 2 *L.l.p*: *a*, *b*), die ober- und unterhalb der Lateralostie (Fig. 2 *O.l*) ausgehen.

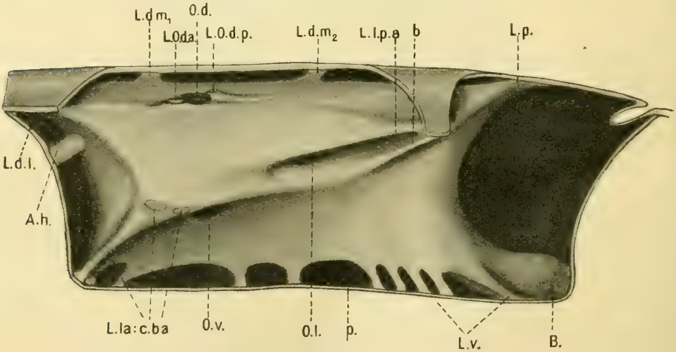


Fig. 2.

Seitenansicht des Herzens: Pericardialseptum, die Ligamente und Ostien.

Die bis jetzt besprochenen Ligamente stehen gruppenweise durch anscheinend unelastische Stränge, die bei der vollendeten Systole sehr deutlich hervortreten, untereinander in Verbindung. Solche Stränge ziehen vom Ligamentum anterius zu den Ligamenta dorsalia, von diesen zu den Ligamenta Ostii dorsalis anteriora; von den Ligamenta Ostii dorsalis posteriora zu den Ligamenta latero-posteriora (Fig. 1). Diese letzteren stehen ebenso in Verbindung mit dem Ligamentum posterius und den Ligamenta latero-anteriora, diese wiederum mit dem Ligamentum anterius und den Ligamenta dorsalia lateralia (Fig. 1, 2). Schließlich ist auch das Ligamentum anterius über die Ligamenta dorsalia mediana mit dem Ligamentum posterius verbunden (Fig. 1).

Der Herzboden hat ungefähr die Form eines gleichseitigen Trapezes, dessen kurze Seite rostral liegt. Längs seinem Rand ist es mittels zahlreicher Bänder am Pericardboden befestigt. Besonders viele derartige Bänder, Ligamenta ventralia (Fig. 1, 2 *L.v*) sind an der hinteren Hälfte und ziehen diesen Herzteil ventral weit auseinander. Zwei besonders starke Bänder verlaufen links und rechts des Arterienbulbus (Fig. 1, 2). Einen weiteren Halt gewinnt schließlich das Herz dadurch, daß die von ihm ausgehenden Gefäße sehr kräftig und mit dem Pericard verwachsen sind.

Die Darstellung LEMOINES von der Befestigung des Herzens von *Homarus* deckt sich mit der vorliegenden in den Hauptpunkten. LEMOINE läßt nur die Ligamente der Dorsalseite, abgesehen vom Ligamentum anterius und posterius, unerwähnt. Dagegen ließen sich bei *Astacus* nicht die beiderseits zwischen Ligamenta latero-anteriora und latero-posteriora liegenden Bänder auffinden, die LEMOINE von *Homarus* als »piliers« beschreibt und abbildet. Seine Beschreibung der Ventralansicht des Herzens von *Astacus* trifft für ein Herz in Systole zu; dann zeigen sich die tiefen Furchen, die die Ventralseite in fünf Teile spalten, die aber bei der Diastole vollkommen verwischen.

2. Die Ostien.

Der Zufluß des Blutes aus dem Pericard in das Herz geschieht durch drei Ostienpaare. Ein Ostienpaar, die Ostia dorsalia (Fig. 1, 2 *O.d*) liegt am hinteren Ende der vorderen Hälfte der Herzrückenfläche; sie sind nicht in deren Längsachse eingestellt, sondern divergieren von hinten nach vorn. Die Ostia lateralia (Fig. 2 *O.l*) finden sich im hinteren Drittel der Seitenwände zwischen den Strängen *a* und *b* der Ligamenta latero-posteriora. Die Ostia ventralia (Fig. 2 *O.v*) liegen im vorderen Drittel ventral unter der Vorwölbung, zu der die Herzdecke durch die Ligamenta latero-anteriora ausgezogen wird. Trotz ihrer ventralen Lage sind sie in der Seitenansicht gut zu sehen (Fig. 2), da sie seitlich des Herzbodenrandes liegen, also auch seitlich der Bänder (*L.v*), die diesen, wie oben dargestellt wurde, am Pericardboden befestigen. Die Lateralostien verlaufen ungefähr sagittal etwas schräg nach hinten und oben, die Ventralostien hinten seitlich nach außen. Jedes Ostium ist zweilippig. Diese Lippen haben, wie DOGIEL (1876) bemerkte, nicht den Charakter von Klappen, sondern mehr von einem Sphinkter. In jeder Lippe verläuft nahe ihrem freien Rand ein Muskel, der an den beiden Ecken der Lippe sich mit dem Muskel der andern Lippe überkreuzt. Kontrahieren sich die Muskeln, so werden die Lippen fest aneinander gepreßt. Nach Lemoine liegt unter den äußerlich sichtbaren Lippen noch ein Lippenpaar senkrecht zu den ersten, um auf diese Weise einen besonders festen Verschluß des Ostium herbeizuführen. Bei *Astacus* aber mindestens sind diese »Lèvres intérieures« Muskeln, die wie viele andre transversal die Herzinnenseite ein Stück weit umziehen. Sie schieben sich bei der Systole von den Enden des Ostienspaltes etwas über diesen vor und machen dadurch den Eindruck eines zweiten Lippenpaares. — Nur selten finden sich am Herz anormale Verhältnisse. Einmal war nur ein Dorsalostium, und zwar das rechte, vorhanden, ohne daß dieses darum besonders stark entwickelt gewesen wäre.

3. Die Formveränderung bei der Systole und Diastole.

Die bisher gegebene Beschreibung stellt das Herz in einem mittleren Zustand dar. Bei der vollendeten Systole treten die Ligamente und vor allem die sie untereinander verbindenden Stränge sehr deutlich hervor. Der hintere, untere Herzteil ist dann klein geworden; die ihn mit dem Septum verbindenden Bänder sind aufs äußerste gespannt. Die caudale Herzwand liegt in einer von oben-hinten nach vorn-unten stark geneigten Ebene. Das Lateralostium liegt in einer Frontalebene mit dem Insertionspunkt des Ligamentum latero-posterius am Integument.

Bei vollendeter Diastole dagegen berührt die Ventralwand des Herzens nahezu den Pericardboden. Die Grube, in der das Ventralostium bei der Systole lag, erscheint nahezu ausgeglichen. Das Lateralostium ist ventro-caudal verschoben; der Strang *b* vom Ligamentum latero-posterius verläuft nahezu transversal. Der Strang *a* zieht entsprechend von vorn-unten schräg nach hinten-oben. Die zwischen beiden Strängen vorher vorhandene Furche ist ebenfalls ausgeglichen, der hintere ventrale Herzteil ist so breit wie die Herzdecke über ihm. Die caudale Herzwandung verläuft senkrecht dorso-ventral und nähert sich stark der caudalen Pericardwand. Wenig verändert sich die Rückenseite. Sie ist, da sie auch bei der Systole der dorsalen Hypodermis sehr nahe liegt, in ihrer Bewegung behindert. Nur die bei der Systole stark hervortretenden, die Ligamente verbindenden Stränge schwinden. In beiden Phasen gleich sieht der Herzteil aus, der rostral der Ventralostien liegt. Dies hat seinen Grund darin, daß die Vorderwand durch die starke Muskulatur (Fig. 3) am kompaktesten ist, und daß vorn das Herz durch die fünf abgehenden Arterien in seiner Lage etwas fixiert ist.

c. Die innere Struktur des Herzens.

Wird durch einen Frontalschnitt die Rückendecke des Herzens entfernt, so zeigt sich, daß die innere Struktur nicht der äußeren bilateral-symmetrischen entspricht (Fig. 3).

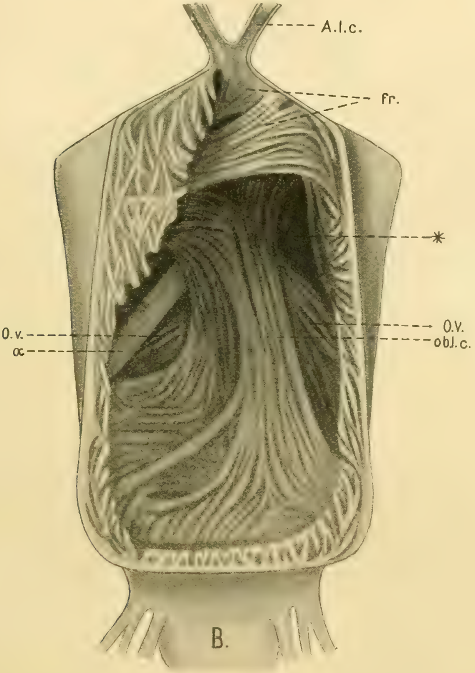


Fig. 3.

Herz dorsal geöffnet; die Aorta mediana ist mit der Herzdecke entfernt. Bei * die rechtseitige Verbindung zwischen großem und kleinem Herzraum.

Die Herzwandung ist im vorderen Drittel beiderseits in gleichem Maß verstärkt. Der Hauptmuskel (Fig. 3 *obl.c*) Musculus obliquus cordis verläuft ungefähr in der Längsachse im ganzen schräg von hinten-unten nach vorn-oben, durchzieht also das Herzlumen. Er setzt sich aus zahlreichen Muskelsträngen zusammen, die caudal sich zum Teil überkreuzen und in die Muskulatur des Herzbodens übergehen, zum

Teil beiderseits in die lateralen Herzwandungen einbiegen und bis in die Herzdecke verlaufen. Weiter vorn treten an den Hauptmuskel weitere Bündel heran, die ihren Ursprung in der Nähe der lateralen und ventralen Ostien haben. Dieser ganze Muskelstamm teilt sich im vorderen Herzdrittel; der Hauptteil der Fasern wendet sich nach links zum vorderen Teil der Seitenwand, die er nahe der Herzdecke erreicht. Entsprechend verhält sich der andre Teil, die Muskelfasern, die nach rechts ziehen. Durch den Musculus obliquus cordis wird ein großer hinterer Herzraum von einem kleineren vorderen abgetrennt; die beiden Räume kommunizieren auf beiden Seiten miteinander (Fig. 3 *). Von dem kleineren Raum gehen von der rostralen Herzwand die beiden Arteriae hepaticae ab. Der kleine Raum ist dorsal nicht von der Herzdecke überdacht; sondern da, wo der Musculus obliquus cordis sich rostral in die zwei Teile spaltet, die sich den vorderen Teilen der Seitenwände zuwenden, da verlaufen nebeneinander, ungefähr frontal, zwei flache Muskeln von links nach rechts, die Musculi frontales (Fig. 3 *fr*). Diese Musculi frontales bilden das Dach des vorderen kleinen Herzabschnittes und zugleich den Boden einer flachen Nische, die nun ihrerseits von der Herzdecke dorsal begrenzt ist. In diese Nische münden die zwei Arteriae laterales cephalicae (Fig. 3 *A.l.c*) und die Aorta mediana.

Im großen hinteren Herzabschnitt lassen sich auch jederseits zwei Nischen erkennen. In der vorderen, die ventralwärts liegt, befindet sich jeweils ein Ostium ventrale (Fig. 3 *O.v*). Über dieses hin zieht sich ein links meist stärkerer Muskelzug (Fig. 3 *a*), der einesteils an der Ventralwand rostral des Ventralostium, anderseits rostral des Lateralostium inseriert; mit dem Muskelgeflecht der lateralen Herzwand bildet es an dieser Stelle eine äußerst flache Nische. Bei den Dorsalostien sind keine Nischen zu sehen, wie überhaupt die Muskulatur der Herzdecke sehr flach ist. Die Nischen kommen bei den andern Ostien dadurch zustande, daß die Muskelstränge den Ostienspalt nicht dicht unter ihm überkreuzen dürfen, wenn nicht der Zustrom von Blut gehindert werden soll; darum wird durch Verflechtung dafür gesorgt, daß sie ihn ringförmig umziehen. Der Herzboden ist in seinem caudalen Mittelstück wenig muskulös und geht in den ganz muskelfreien Bulbus (Fig. 3 *B*) der Arteria dorsalis pleica über.

Lemoine gibt für das Herz von *Homarus* als kräftigsten Muskel »une bandelette fort large à direction transversale« an, der nach seiner Abbildung (Taf. IX, Fig. 9) dem Musculus obliquus cordis bei *Astacus* entsprechen muß. Durch Abspaltungen dieses Muskels entstehen dann nach Lemoine acht Nischen, von denen eine auf die Dorsalostien, eine auf die drei vorderen oberen Arterien entfällt; zwei entsprechen den beiden Leberarterien, je eine gehört zu dem Lateral- + Ventralostium einer Seite, eine zur Arteria dorsalis pleica und eine central gelegene wird von zwei Längsmuskeln am Herzboden gebildet und soll die verschiedenen Nischen bei der Diastole miteinander verbinden. Ob sich diese Angaben auf den Zustand der Systole oder Diastole beziehen, sagt Lemoine nicht. Von *Astacus* erwähnt er, daß jener »Quermuskel« und die letztgenannten Längsmuskeln zu sehen seien. Diese letzteren waren bei den untersuchten Objekten so schwach entwickelt, daß der zwischen ihnen befindliche Raum nicht Nische genannt werden kann. Sie sind übrigens einfach die letzten caudalen Ausläufer des Musculus obliquus cordis im Herzboden. Die Arteriae hepaticae entspringen, wie schon erwähnt, bei *Astacus* aus einer gemeinsamen »Nische«, dem kleinen Herzraum. Bei *Astacus* sind im Gegensatz zu *Homarus* in der Diastole zu unterscheiden: ein kleiner rostraler und ein großer caudaler Herzraum. In dem letzteren sind fünf Nischen. Aus einer entspringen die drei vorderen dorsalen Gefäße; je eine liegt um jedes Ventral- und Lateralostium. Dazu kommt noch die weite Öffnung in den Bulbus der Arteria dorsalis pleica.

Daß der hier als obliquus cordis bezeichnete Muskel von Lemoine als transversal gezeichnet und dementsprechend genannt wird, hat seinen Grund wohl in der Art der Präparation: Indem er die Herzdecke nur in der Medianlinie aufschnitt (S. 262), kamen die Muskeln der Seitenwandungen einseitig zur Wirkung und verzerrten das Herz und damit auch den Musculus obliquus cordis in die Breite.

Gegen die Arterien hin ist das Herz durch Ventile abschließbar; diese bestehen jeweils aus zwei Klappen, einer dorsalen und einer ventralen, die sich, vom Herz aus betrachtet, distalwärts an die Arterienwandung anlegen können; während der Diastole dagegen werden sie durch den Blutdruck im Gefäß aufgerichtet und fest aneinander gedrückt, wodurch die Arterie vollkommen verschlossen wird. Bei der Arteria dorsalis pleica befindet sich das Ventil nicht an der Mündungsstelle der Arterie in das Herz wie bei allen andern Gefäßen, sondern am caudalen Ende des Bulbus, vor der Abzweigung der Arteria descendens. Gerade von diesem Ventil gibt Bouvier (1891) (Taf. VIII, Fig. 4) eine gute Abbildung.

B. Die Arterien.

I. Die Aorta mediana.

(Artère ophthalmique der französischen Autoren.)

Die Aorta mediana entspringt an der vorderen medianen Spitze des Herzens und verläuft in medianer Richtung nach vorn. Sie zieht über die Geschlechtsorgane zwischen deren beiden paarigen Teilen (Fig. 4 *G*), darauf zwischen den Musculi dilatatores dorso-pylorici posteriores (Fig. 4 *m.p.s.p*) und anteriores (*m.p.s.a*) hindurch. Zwischen den Musculi gastrici posteriores (Fig. 4 *m.g.p*) steigt sie dicht unter die Hypodermis hinauf und läuft, eingebettet in das globuligene Organ (Fig. 4 *gl.O*) unter ihr hin, bis sie sich zwischen die Musculi gastrici anteriores (*m.g.a*) wieder einsenkt. Der Aorta liegt auf dem ganzen bisher beschriebenen Abschnitt der Nervus cardiacus auf, wie es Keim (Fig. 14) darstellt. Die Angaben in der Literatur darüber, ob die Aorta während ihres bisher beschriebenen Verlaufs Seitengefäße abgibt, sind verschieden. Bouvier (1891) konnte bei *Astacus* keine feststellen, wohl aber bei einer Languste. M. Edwards schreibt 1829: »L'artère ... ne donne aucune branche notable«, während er 1858 bemerkte, daß einige Gefäße an die Magenwandung abgegeben werden. Dem schließt sich Ortmann an.

Bei weitaus den meisten untersuchten Tieren von ganz verschiedener Größe fanden sich tatsächlich keine Seitenzweige der Aorta, obwohl die Injektionen gut gelungen waren. Bei einigen der größeren Exemplare aber waren sie deutlich ausgebildet, und zwar stets über der hinteren Region des Magens, über dem Mesocardiacum. Sie waren nur in einem Fall symmetrisch angeordnet, sonst durchaus unsymmetrisch in ihrem Ursprung und ganzen Verlauf. Sie verliefen in keinem der beobachteten vier Fälle zur Magenwandung, sondern stets zum globuligenen Organ, das beim Flußkrebs flächenhaft die ganze Dorsalseite des Magens überzieht. Teilweise wurden kleine Capillaren in die Hypodermis abgegeben. Auch Anastomosen mit Zweigen der Arteria lateralis cephalica kamen vor. Cuénot (1903) glaubte, die ganze Beziehung zwischen Aorta und globuligenem Organ bestehe in der Einlagerung jener in diesem. Wie obige Beispiele zeigen, kann die gegenseitige Beziehung eine sehr viel engere sein.

1. Das Cor frontale.

Nachdem sich die Aorta zwischen die Musculi gastrici anteriores eingesenkt hat, erweitert sie sich zwischen den Musculi oculi basales posteriores (Fig. 4, 5 *o.b.p*) beträchtlich. Diese ampullenartige Erweiterung heißt das Cor frontale (Fig. 4, 5 *C.f*). Es erstreckt sich median und nicht horizontal, sondern nach vorn geneigt und verengert sich kurz vor und über dem Oberschlundganglion wieder in die normale Aorta (Fig. 5).

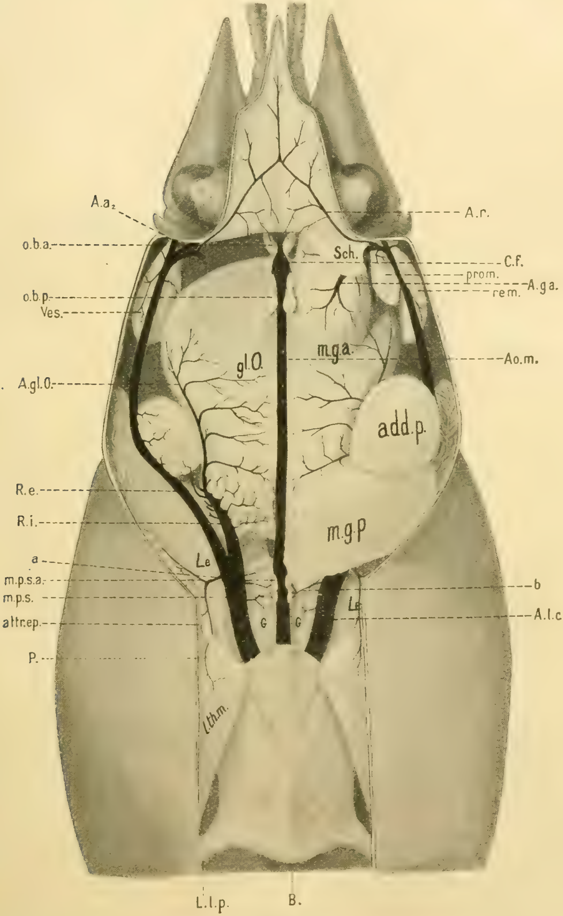

A.a₂
o.b.a.
o.b.p.
Ves.
A.gl.O.
R.e.
R.i.
a
m.p.s.a.
m.p.s.
attr.ep.
P.
A.r.
Sch.
C.f.
prom.
A.g a.
rem.
gl.O.
m.g.a.
Ao.m.
add.p.
m.g.p.
Le
Le
b
A.l.c
G
G
l.th.m.
L.l.p.
B.

Fig. 4.

Cephalothorax geöffnet: Verlauf der Aorta mediana bis zum Cor frontale; Verlauf der Arteriae laterales cephalicae bis zur Abzweigung der Arterien der zweiten Antennen; Versorgung des globuligenen Organs. Links die Arteria lateralis cephalica freigelegt.

Bouvier, der als erster das Cor frontale sah, fiel auf, daß die Aorta zwischen den Musculi oculi basales posteriores, die er zum »Appareil musculo-tendineux cephalique« rechnete, sich nicht unverletzt freilegen ließ, wegen der »adhérence intime« der Gefäßwandung an die Muskeln. Coutière untersuchte diese Verhältnisse für die Alpheïdae genauer und wies durch Schnitte nach, daß es sich nicht nur um eine innige Anlagerung, sondern um eine vollständige Umwachsung der Muskelbäuche durch die Ampullenwandung handelt. Diese Muskeln, also die Musculi oculi basales posteriores, nicht wie Giesbrecht annimmt, Teile des Kaumagenmuskels, liegen bei *Astacus* aber nicht allein in dem Lumen, sondern es tritt von der Ventralseite auch ein Nerv, der Nervus stomatogastricus superior (Fig. 5 *n.s.g.s*) hinein. Dieser Nerv verbindet, wie Keim (Fig. 7 *b*) darstellt, das ventralwärts liegende Ganglion frontale mit dem dorsal dem Magen aufliegenden Ganglion ventriculi superius. Das letztere Ganglion liegt tatsächlich nicht dem Magen unmittelbar auf, sondern befindet sich wie der dorsale Teil des Nervus stomato-gastricus superior innerhalb des Lumens des Cor frontale (Fig. 5 *g.v*). Die vom Ganglion abgehenden paarigen Nerven (Nervus ventriculi anterior, medianus und posterior, Keim, Fig. 8) durchbrechen die Wandungen des Stirnherzens, während der

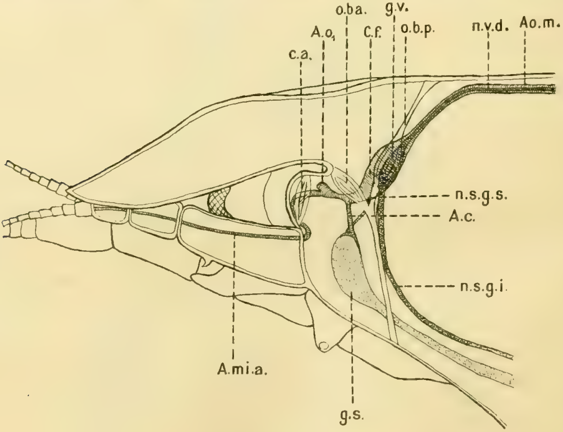


Fig. 5.

Schematischer Schnitt durch das Vorderende des Kopfes und der ersten Antenne: Verlauf der Aorta mediana vom Cor frontale bis in die erste Antenne; das Verhältnis des Cor frontale zu den Musculi oculi basales posteriores und zum Ganglion ventriculi superius.

Nervus ventriculi dorsalis (Fig. 5, 13 *n.v.d*) bis zu seiner Gabelung in die beiden Nervi ventriculi mediani dorsales (Fig. 13 *n.med*) in der Aorta verläuft. Eine Versorgung der Musculi oculi basales posteriores durch besondere Gefäße findet nicht statt; sie ist offenbar unnötig, da die Muskeln rings von frischem Blut umgeben sind.

Ampullenartige Erweiterungen der Aorta wie die beschriebene sind an derselben Stelle über dem Magen auch bei andern Gruppen der Malacostraken festgestellt worden, bei Isopoden (Delage 1881) und bei manchen Schizopoden (Chun 1895—1896). Bei den ersteren sind es einfache Gefäßerweiterungen, Ampullen; bei den letzteren, so bei *Euphausia*, ist die Erweiterung ringsum fest mit einem muskulösen Belag verbunden. Solche muskulöse Ampullen dienen aktiv der Blutbewegung und werden als Nebenherzen bezeichnet. Als solches ist auch die Erweiterung bei den Decapoden und bei *Astacus* aufzufassen, da abgesehen von den Muskeln, die ihr Lumen durchsetzen, die Wandung des Cor frontale selbst muskulös ist. Ampullen bzw. Nebenherzen liegen bei allen Gruppen kurz vor der Gabelung der Aorta in die zum Gehirn, zu den Augen und Antennen führenden Gefäße[1].

2. Die Gehirnarterie.

Etwas rostral des vorderen Endes des Cor frontale geht von der Aorta ein ziemlich starker Ast senkrecht in die Tiefe: die Arteria cerebri (Fig. 5, 6, 7 *A.c*). Sie berührt das Gehirn (Fig. 6 *g.s*) an dessen hinteren, oberen Rundung in der Medianlinie und gabelt sich hier in zwei Äste. Der eine (Fig. 6, 7 *a*) läuft auf der Dorsalseite des Gehirns ganz oberflächlich in der Medianlinie nach vorn. Er gibt mehrere Zweige nach beiden Seiten hin ab, darunter meist zwei kräftigere, die die Nervi antennales primi (Fig. 6, 7 na_1) an ihrer Austrittsstelle aus dem Ganglion umfassen (Fig. 6, 7). Der Ast *a* endet in einer knöpfchenartigen Anschwellung an der Stelle, die dem Medianauge entspricht, rostral der Austrittsstellen der Lobi optici (Fig. 7 *no*), dorsal derjenigen der ersten Antennennerven (Fig. 6, 7*). Der zweite Ast *b* geht in vertikaler Rich-

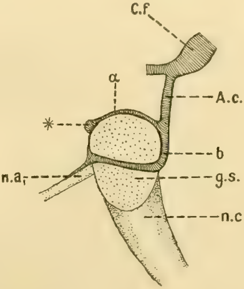


Fig. 6.
Medianschnitt durch das Gehirn: Verlauf der Gehirnarterie. Bei * die knöpfchenartige Anschwellung des Astes *a*.

---

[1] Vgl. Baumann, Das Cor frontale bei dekapoden Krebsen. Zool. Anz. Bd. XLIX. S. 137. 1017.

tung weiter (Fig. 6, 7 *b*). Er gabelt sich sogleich in zwei Seitenzweige; diese spalten sich sehr fein auf und ziehen zu den Austrittsstellen der Lobi optici und auch auf den Schlundcommissuren (Fig. 7 *n.c*) eine Strecke weit hin; durch Anastomosen mit Gefäßen, die aus den Arteriae laterales cephalicae (Fig. 7 *A.l.c*) kommen, entsteht auf der Gehirnoberfläche ein feines dichtes Gefäßnetz. Der Ast *b* selber verläuft weiter oberflächlich in der Medianebene über die caudale Gehirnfläche hinunter (Fig. 6) zwischen den beiden Commissuren hindurch. Hier dringt er unter das Neurilemm in die Ganglienmasse selbst ein, zieht durch dieselbe bis an die Rostralfläche des Hirns und verzweigt

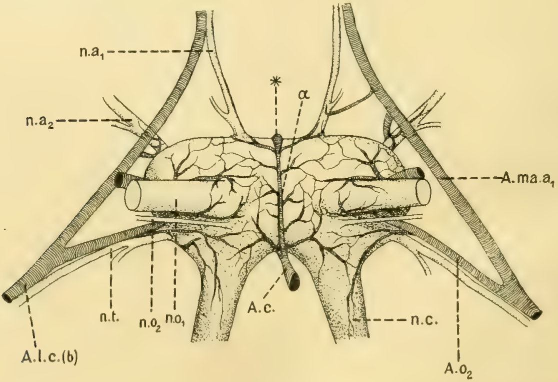


Fig. 7.

Dorsalansicht des Gehirns: Versorgung des Gehirns durch die Zweige der Arteria oculomotoria und durch die Gehirnarterie. Bei * die knöpfchenartige Anschwellung des Astes *a*.

sich außerordentlich reich in ihm und bis zu den Nerven der ersten Antennen hin (Fig. 6 $n.a_1$).

Bei den früheren Untersuchungen wurde der Verlauf der Gehirnarterie nicht weiter verfolgt. Bouvier und M. Edwards bemerkten nur, daß das Gefäß auf dem Gehirn sich reich verzweigt. Coutière fand bei den Alpheïdae bezüglich des Astes *a* ganz dieselben Verhältnisse, wie sie hier für *Astacus* geschildert sind. Dagegen scheint bei den Alpheïden der Ast *b* überhaupt nicht ausgebildet zu sein. Ortmann beschreibt »zwei auf der Oberseite des Gehirnganglions sich in zahlreiche anastomosierende Zweige teilende Äste«, die vermutlich dem Ästepaar, das aus dem Ast *b* abzweigt, entsprechen. Giesbrecht stellt zutreffend als Regel für die Decapoden auf, daß »die Aorta über die dorsale und vordere Seite des Gehirns hinweggeht und Äste ventrad oder caudad an es abgibt«.

Das von Coutière für die Alpheïden angegebene in dieser Region abgehende Rostralgefäß findet sich bei *Astacus*, wie schon Bouvier festgestellt hat, nicht.

3. Die Arteria optica.

Nach Abgabe der Arteria cerebri zieht die Aorta frontal über das Gehirn weg und gabelt sich rostral desselben in die beiden Arteriae opticae (Fig. 5, 8 $A.o_1$), die sehr stark sind. Jede der beiden verläuft an der der Medianebene zugekehrten Seite eines Augenstieles längs dem Nervus opticus (Fig. 8 $n.o_1$) und nimmt zunächst noch an Dicke zu, bis sie in den Augenbecher selbst eingetreten ist. Hier gabelt sie sich. Der eine Ast (Fig. 8 *a*) umzieht ventral das vierte und dritte Ganglion und löst sich in ihnen in sehr feine, vielfach anastomosierende Gefäße auf, die sich zum Teil wiederum auf dem Nervus opticus zurückerstrecken. Ein zweiter schwächerer Ast *b* umzieht in gleicher Weise dorsal das vierte Ganglion. Die Arterie selbst setzt sich in der alten Richtung weiter fort und gibt an das zweite Ganglion wiederum zwei Äste ab, deren einer dorsal, der andre ventral sich auf dem Ganglion verteilt. Mit ihren letzten Zweigen reichen diese Äste in das erste und dritte Ganglion hinein. Danach tritt die Arterie, wieder ihre alte Richtung fortsetzend, unter der Pigmentschicht über dem ersten Ganglion in das eigentliche Auge ein und teilt sich oberflächlich in mehrere Zweige, die dieses Ganglion reich versorgen (Fig. 8). Die Arteria optica versorgt keinen einzigen Augenmuskelnerv, sondern nur den Nervus opticus.

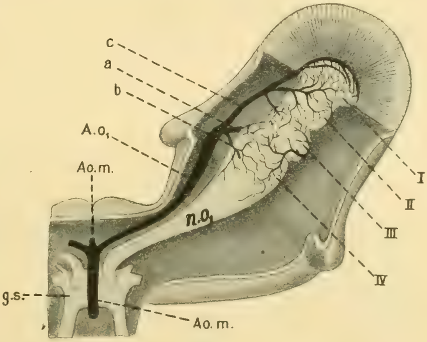


Fig. 8.
Rechtes Auge dorsal geöffnet: Verlauf der Arteria optica.

Die früheren Untersuchungen enthalten nur allgemeine Angaben über den Verlauf der Augengefäße. Daß die Aorta u. a. die Augen irrigiert, war schon Milne Edwards bekannt; er nannte sie daher

»Artère ophthalmique«. PARKER (1895) beschreibt: »The capillaries that ramify in the substance of the ganglia are derived from the subdivision of a single small artery that makes its way over the posterior face of the ganglionic mass.« Nach PARKERS Nomenklatur entspricht »posterior« der Außenseite der Ganglien. Das, sowie die Bezeichnung »small« stimmt mit den Injektionsbefunden dieser Untersuchung nicht überein, bei der vielmehr stets die Arteria optica auf der »vorderen« inneren Seite, wie oben beschrieben wurde, gelegen war.

4. Die Arteria minor der ersten Antenne.

Nach den Angaben M. EDWARDS' (1827), BOUVIERS (1891), ORTMANNS und GIESBRECHTS endet die Aorta mediana mit der Gabelung in die beiden Arteriae opticae. 1858 schreibt M. EDWARDS in: »Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée«: »L'artère céphalique ... gagne la région frontale de la tête et y envoie une branche impaire, puis donne naissance à une paire de vaisseaux qui sont les artères ophthalmiques proprement dites, et qui pénètrent dans les pédoncules oculaires pour se distribuer aux différentes parties de la vision. L'artère céphalique se recourbe ensuite en bas, devient récurrente, fournit des ramuscules au cerveau et va se terminer au-devant de l'œsophage près de la lèvre supérieure.« BOUVIER hält diese Darstellung für zutreffend für die Brachyuren. Bei *Astacus* findet jedenfalls zunächst eine Versorgung des Gehirns, dann die der Augen statt. Wohin der unpaare Ast nach M. EDWARDS führt, ist unklar. COUTIÈRES Befunde an den Alpheïden decken sich mit denen der andern Autoren, nur daß er ein von der Aorta abgehendes Rostralgefäß fand.

BOUVIER erwähnt allein (1888) noch andre Abzweigungen der Aorta bei *Astacus* nach der Abgabe der Augengefäße: »L'artère se bifurque pour envoyer un rameau aux yeux et une fine artériole à la base des antennules.« In seiner großen Arbeit über das Arteriensystem der Decapoden (1891) erwähnt er aber jene frühere Beobachtung nicht mehr.

Bei *Astacus* endet die Aorta tatsächlich nicht mit den Augenarterien; sondern nach Abgabe dieser beiden setzt sie sich, bedeutend schwächer geworden, fort. Sie verläuft in der Medianlinie des Körpers, schwach nach vorn geneigt in dem unpaaren Augenring (Fig. 5, 9). Nach kurzem Verlauf teilt sie sich endgültig in vier Äste, von denen jeweils zwei ein Paar bilden. Die beiden seitlichen Äste — die Glieder des äußeren Paares — führen zu einem Paar Muskeln, den Compressores annuli (Fig. 5, 9 *c.a*), die einerseits an dem dorsalen Grübchen des

Augenringes, anderseits an der Übergangsstelle vom Augenring in die allgemeine Kopfhöhle inserieren. Jeder der beiden Muskeln verläuft also von lateroventral nach mediodorsal und unterstützt — offenbar nur sehr gering — die Wirkung des Musculus oculi basalis anterior, der die Augen einander etwas nähert.

Die Gefäße, die das innere Paar bilden, treten nebeneinander zwischen dem eben erwähnten Muskelpaar hindurch (Fig. 9 $A.mi.a_1$), biegen dann im rechten Winkel von ihrem bisherigen, ungefähr horizontalen Verlauf ventral ab (Fig. 5) und gelangen so aus dem Augenring in die Kopfhöhle. Da divergieren sie, und jedes der beiden Gefäße tritt als Arteria minor antennalis prima (Fig. 5, 10 $A.mi.a_1$) in eine erste Antenne ein. Diese sehr dünne Arterie, deren Anfangsteil Bouvier offenbar einmal gesehen hat, verläuft an der Innenseite der Antenne ohne irgendwelche Verzweigung bis an die Gabelung in die zwei Geißeln. Hier gabelt sie sich ebenfalls und ist in beiden Geißeln noch eine Strecke weit zu verfolgen (Fig. 10).

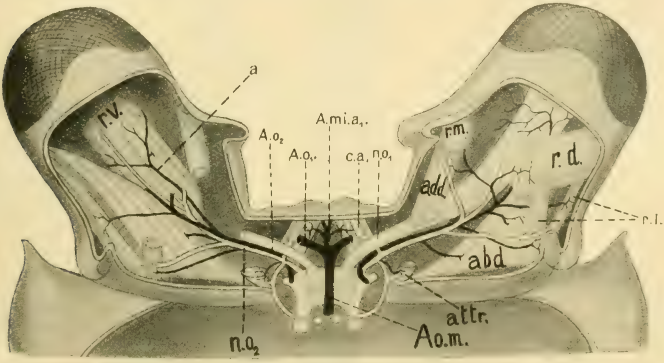


Fig. 9.

Beide Augenstiele dorsal geöffnet: Verlauf der Arteria oculomotoria; Gabelung der Aorta mediana in die Arteriae opticae, die Zweige der Musculi compressores annuli und die Arteriae minores der ersten Antennen.

In bezug auf die Blutversorgung nehmen demnach die ersten Antennen und die Augen eine besondere Stellung ein gegenüber allen andern Extremitäten. Diese werden stets nur durch ein Gefäß versorgt; jene erhalten außer durch die Aorta auch noch, wie schon lange bekannt ist, durch die Arteriae laterales cephalicae Blut zugeführt. Das ist für die ersten Antennen um so auffallender, als die Arteria minor antennalis prima einen komplizierten Weg hat (vgl. Fig. 5), verhältnismäßig schwach entwickelt ist und unverzweigt bis in die Geißeln verläuft. Auf diese Verhältnisse wird später noch einmal zurückzukommen sein.

Der Hauptirrigationsbezirk der Aorta mediana ist jedenfalls das Gehirn; dementsprechend ergibt sich auch als natürlich, daß von ihr aus auch die Nervi optici und nur sie, nicht die Augenmuskeln versorgt werden.

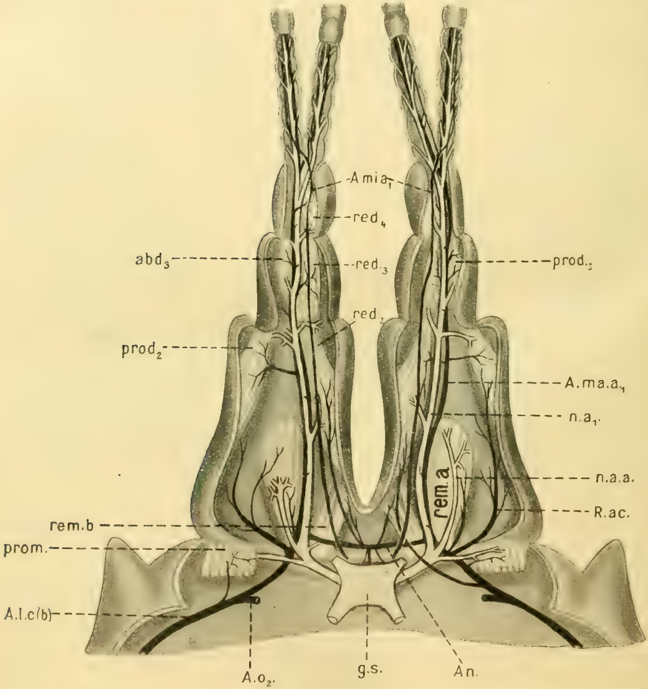


Fig. 10.

Die ersten Antennen dorsal geöffnet: Verlauf der Arteriae maiores und minores.

II. Die Arteriae laterales cephalicae.

Dicht zu beiden Seiten der Aorta entspringen an der vorderen Herzspitze die beiden Arteriae laterales cephalicae, von den französischen Forschern »artères antennaires« genannt, da sie u. a. auch die Antennen durchbluten. Die hier verwendete, von Giesbrecht eingeführte Benennung kennzeichnet genauer den Bezirk dieser Gefäße: die Seitenteile des Cephalon, während ja dessen Mittelteil durch die Aorta mediana versorgt wird.

Mit der Aorta bildet jede Arteria lateralis cephalica (Fig. 4 *A.l.c*) ungefähr einen Winkel von 30° an ihrer Ursprungsstelle (Fig. 4). Sie ist dicker als jene, verläuft zunächst ebenfalls oberflächlich über die paarigen Teile des Geschlechtsorgans (*G*) und am Innenrand des hinteren Leberlappens (*Le*) nach vorn und außen. Dann wird sie verdeckt durch den Musculus gastricus posterior (Fig. 4 *m.g.p* rechts). Während ihres oberflächlichen Verlaufs gibt sie im Verhältnis zu ihrer eigenen Dicke recht schwache Gefäße ab: Das eine, *a*, entspringt von ihrer Außenseite ungefähr da, wo die Arterie unter dem Musculus gastricus posterior verschwindet; es gabelt sich nach kurzem Lauf über der Leber und wendet sich zu dem Attractor epimeralis (*attr.ep*) und zu dem Musculus lateralis thoraco-abdominalis (*l.th.m*). Auf der der Aorta zugekehrten Seite der Arterie zweigen zwei bis drei Gefäße ab, die sich in die paarigen Gonadenteile senken (Fig. 4); eines unter ihnen, *b*, zieht auch mit zwei Ästchen zu dem Musculus pyloricus superior anterior und posterior (Fig. 4, 11 *m.p.s.a* und *m.p.s.p*). Alle diese Seitengefäße geben auch Zweige in die Hypodermis ab, und zwar in die des Rückens und der Thoraxseite.

Entfernt man den Musculus gastricus posterior, so sieht man, daß die Arterie sich hier in zwei ungefähr gleich starke Stämme teilt (Fig. 4 links), die zunächst ungefähr die gleiche Richtung nebeneinander nach vorn einschlagen; nach ihrer Lage sollen sie Ramus internus (Fig. 4 *R.i*) und externus (*R.e*) heißen.

A. Der Ramus internus.

Der Ramus internus biegt ein wenig nach außen, indem er an der Außenseite des M. gastricus posterior und nahe an dessen Insertionslinie an der Magenwandung verläuft. Dabei gibt er sehr zahlreiche dünne Gefäße nach beiden Seiten hin ab, die sich sämtlich zwischen die einzelnen Faserbündel des Muskels hinein erstrecken, und sich zwischen ihnen immer weiter verzweigen, so daß jedes Bündel von ihnen in der reichsten Weise umsponnen ist. Dann teilt sich der Ramus internus in vier große Arterien (Fig. 11).

1. Die Arterie des globuligenen Organs.

Eine der vier Arterien (Fig. 11, 4 *A.gl.O*) hebt sich von der Magenwandung ab und zieht etwas ventral der Kante, in der Seiten- und

Rückenfläche des Cardiacalabschnittes des Magens zusammentreffen, in das flächenhafte globuligene Organ (Fig. 4 *gl.O.*). Der Hauptast reicht dabei bis seitlich des Musculus gastricus anterior (*m.g.a*), durch-

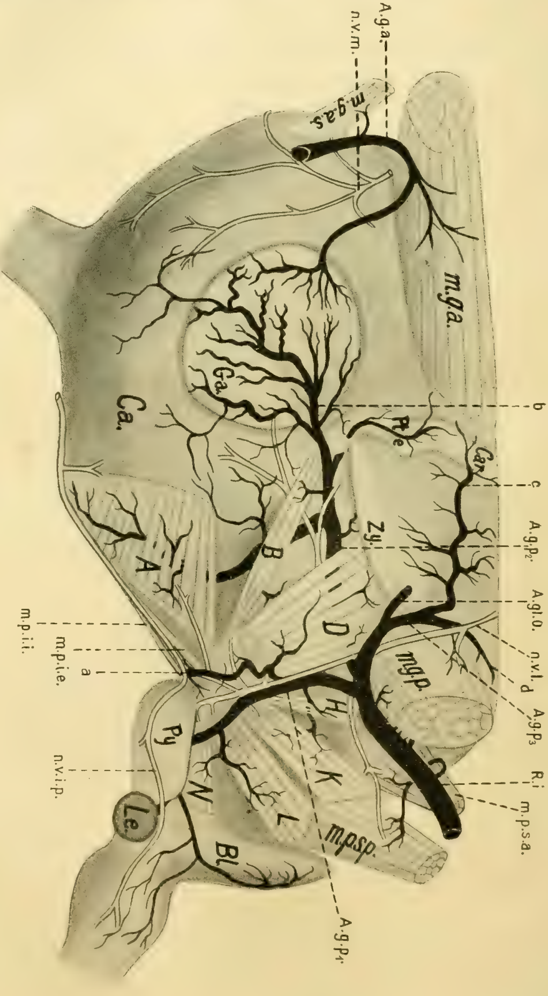

A.g.a.
n.v.m.
m.g.a.s.
m.g.a.
Ga.
Ca.
R.e
Car.
Zy.
B
A
D
m.g.p.
H
K
L
m.p.s.p.
Py
N
Le.
Bl.
b
c
A.g.p₂
A.gl.O.
n.v.l.
d
A.g.p₃
R.i
m.p.s.a.
A.g.p₁
m.p.i.i.
m.p.i.e.
a
n.v.i.p.

Fig. 11.

Seitenansicht des Magens: Der Ramus internus der Arteria lateralis cephalica mit den drei hinteren Magenarterien und die vordere Magenarterie.

läuft das Organ also nahe seinem Seitenrand in seiner ganzen Länge. Die Seitengefäße dieser Arterie des globuligenen Organs sind dementsprechend der Mediane zugewendet; sie verzweigen sich bis in die nächste Nähe der Aorta. Hat diese selbst Seitengefäße, so kommt es, wie schon erwähnt wurde, zu Anastomosen. Im übrigen ist wie die seitliche Verzweigung der Aorta auch die der Arterie des globuligenen Organs außerordentlich variabel. Es können sehr viel weniger Seitenzweige vorhanden sein, als auf Fig. 4 abgebildet sind; sie können auch näher beieinander aus dem Hauptast hervorgehen und dann fächerförmig auseinander strahlen.

Die hier beschriebene Arterie ist nicht identisch mit den »artères stomacales émanées du tronc antennaire«, von denen Cuénot (1893) behauptet, daß sie sich im globuligenen Organ verzweigen und von Bouvier (1891), Taf. VIII, Fig. 1 dargestellt seien. Bouvier zeichnete die hinteren Magenarterien, bezeichnete sie auch als solche; diese liegen ventral dicht unter der Arterie des globuligenen Organs.

2. Die hinteren Magenarterien.

Die drei andern großen Äste des Ramus internus sind die hinteren Magenarterien; zwei zweigen unmittelbar vom Ramus internus ab, während die dritte sich vom Gefäß des globuligenen Organs sondert. Die beiden erstgenannten entspringen ventral vom Ramus internus noch während seines Verlaufs entlang dem Musculus gastricus posterior.

a) Die erste Arterie, Arteria gastrica posterior prima (Fig. 11 $A.g.p_1$) hält im ganzen eine dorso-ventrale Richtung inne. Sie versorgt die einzelnen Teile *H*, *K*, *L*, *N* des Musculus pyloricus lateralis, wobei sie im ganzen dem Verlauf des zugehörigen Nerven Nervus ventriculi lateralis (Fig. 11 *n.v.l*) folgt und auch wie dieser über die einzelnen Muskelgruppen hinwegläuft. Sie senkt sich dann in die Pyloricalampulle (Fig. 11 *Py*), verzweigt sich aber außerdem über der Einmündungsstelle der Leber (*Le*) in den Mitteldarm, ohne an die Leberschläuche selbst Gefäße abzugeben, bis zu dem terminalen Blindsack (*Bl*) und dem Beginn des Enddarms. In gleicher Höhe wie die Gefäße für die Teile *H* und *K* des Musculus pyloricus lateralis gibt die Arterie einen starken Zweig *a* nach der andern Seite an den Musculus interior cardiacus lateralis ab, und zwar stets an den Teil *D*, manchmal auch an *A* und *B* (Fig. 12). Der Zweig *a* zieht dann in die Querfurche hinein, die von der Pyloricalampulle (Fig. 11, 12 *Py*) mit dem Cardiacalabschnitt (*Ca*) gebildet wird; hier versorgt er den Musculus dilatator pylorici inferior exterior und interior (*m.p.i.e* und *m.p.i.i*). Der weitere Verlauf des Zweiges *a* ist auf beiden Seiten verschieden. Meist ist der Zweig auf der rechten Seite viel stärker als der auf der linken. Meist ist er es, der nicht wie der linke in der oben beschriebenen Querfurche endet, sondern in der Mittellinie umbiegt und mit schwachen Verästelungen zwischen den beiden Pyloricalampullen caudal ein kurzes Stück hinzieht (Fig. 12). Durch Anastomosen mit dem Zweig *a* der linken Seite kann so ein Gefäßhalbring entstehen, der vom einen Ramus internus zum andern hinziehend, den Magen ventral umspannt.

b) Die Arteria gastrica posterior secunda (Fig. 11 $A.g.p_2$) ist weitaus das kräftigste der hinteren Magengefäße. Sie setzt die alte Richtung des Ramus internus auf der Mitte der Magenseitenwand fort. Zunächst zieht sie unter dem Teil *D* des Musculus interior cardiacus lateralis hin und gibt an ihn sowie an das Zygocardiacalstück (*Zy*) kleine Gefäße ab. Dann gabelt sie sich zwischen dem Teil *D* und *B* in zwei Zweige; der eine zieht unter *B* hindurch ventral zum Teil *A*; seine Stärke wechselt je nachdem, in welchem Maß diese Muskelgruppe von dem Zweig *a* der Arteria gastrica posterior prima versorgt wird. Der andre Zweig *b* behält die alte Richtung bei, versorgt den Muskelteil *B* und mit einem sich dorsal wendenden Gefäß die Region um das Pterocardiacalstück (Fig. 11 *Pte*) und tritt schließlich in das Gastrolithenfeld (Fig. 11 *Ga*) ein. Hier verzweigt er sich außerordentlich reich. Die einzelnen Gefäßzweige liegen dicht beisammen. Sie sind vielfach hin und her gewunden und geben ebensolche Seitengefäße wieder ab, so daß die zwei hinteren Drittel des ovalen Drüsenfeldes ganz von Gefäßen überzogen sind. Die Schlängelung der Gefäße ist um so bemerkenswerter, als sie aufhört, sobald die Gefäße das Feld wieder verlassen, was stets bei einigen der Fall ist (Fig. 11). Dann zeigen sie wieder einen durchaus glatten Verlauf wie überall sonst. Die Schlängelung der Gefäße im Gastrolithenfeld war bei den untersuchten Tieren stets vorhanden, ob der

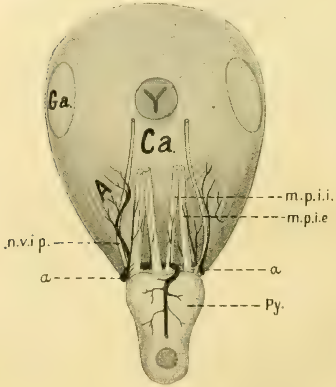


Fig. 12.

Ventralansicht des Magens: Der Verlauf des Zweiges *a* der Arteria gastrica posterior prima; ein Nebenzweig versorgt den Teil *A* des Musculus interior cardiacus lateralis.

Gastrolith gut oder schlecht ausgebildet war. Sie gewährleistet wohl eine möglichst große Berührungsfläche zwischen Gefäß und Drüsenfeld.

c) Die Arteria gastrica posterior tertia (Fig. 11 $A.g.p_3$) zweigt dorsal von der Arterie des globuligenen Organs ab und zieht um den Musculus gastricus posterior (*m.g.p*) herum auf die Rückenfläche des Cardiacalabschnittes des Magens. Ungefähr auf dem Zygocardiacalstück (*Zy*) gabelt sie sich: Der eine Ast (Fig. 11, 13) *c* zieht rostralwärts über das Cardiacalstück (*Car*) bis an die Insertionsstelle des Musculus gastricus anterior (*m.g.a*) und versorgt dabei die dorsale Magenwandung mit dem Musculus cardio-pyloricus (Fig. 13 *m.c.p*). Der andre Ast *d* (Fig. 11, 13) zieht an der dorsalen Insertionslinie des Musculus gastricus posterior weiter unter dem Nervus ventriculi lateralis (*n.v.l*) hindurch. Er ist ähnlich, wie es für den Ast *a* der Arteria gastrica posterior prima dargestellt wurde, auf der rechten und linken Seite ungleich ausgebildet (Fig. 13). Der rechtseitige ist, wie dort, meist der stärkere. Während der linkseitige sich sehr bald auf dem hinteren Teil der dorsalen Magenwand und am Musculus gastricus posterior verliert, erstreckt sich jener bis in die Mittellinie und senkt sich da in die Grube, die durch den dorsal in das Magenlumen vorspringenden Mittelzahn gebildet wird, ein (Fig. 13 bei *). Die Arteria gastrica posterior tertia kann schließlich überhaupt fehlen und wird dann durch entsprechend verlaufende Seitenzweige der Arteria secunda ersetzt.

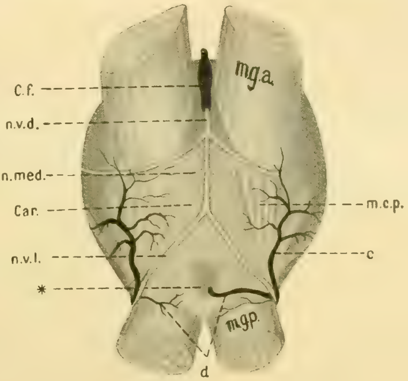


Fig. 13.

Dorsalansicht des Magens: Verlauf des Astes *c* und *d* der Arteria gastrica posterior tertia; in der Aorta mediana der Nervus ventriculi dorsalis.

Der weitere Verlauf der Magenarterien im Magen selbst wurde aus den in der Einleitung angegebenen Gründen nicht weiter verfolgt.

B. Der Ramus externus.

Der Ramus externus ist, wie oben erwähnt wurde, zunächst dem Ramus internus beinahe parallel gerichtet, beschreibt also wie dieser einen leichten Bogen nach außen (Fig. 4, 14 *R.e*). Er verläuft dabei über den Mittellappen der Leber, dann, dicht deren Vorderlappen aufliegend, auf dessen dorsaler Innenkante. Den Musculus gastricus posterior irrigiert er nicht, wohl aber den Adductor posterior mandibularis (Fig. 4, 14 *add.p*) mit zahlreichen kleinen Gefäßen, die sich wiederum zwischen den einzelnen Muskelbündeln verzweigen. Einzelne Zweige dieser Gefäße ziehen bis zum Musculus dorso-ventralis posterior (Fig. 14 *d.v.p*). Von da an ungefähr liegt der Ramus externus der Leber nicht mehr dicht auf, und verläuft horizontal dicht unter der Hypodermis der Seite des Carapax, ohne irgendwelche Gefäße abzugeben. Zwischen der breiten Insertion des Musculus promotor (Fig. 4, 14 *prom*) und Musculus remotor (*rem*) der zweiten Antenne zieht er hindurch und hier trennen sich alle Arterien, die überhaupt aus dem Ramus externus hervorgehen.

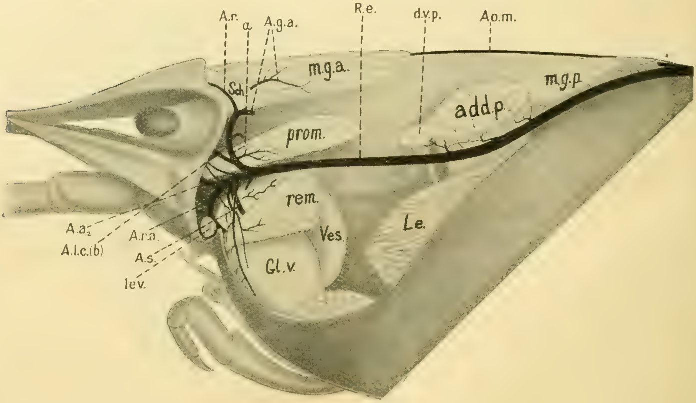


Fig. 14.

Cephalothorax seitlich geöffnet: Verlauf des Ramus externus der Arteria lateralis cephalica mit seinen Verzweigungen.

Der erste Ast, der abzweigt, wendet sich dorsalwärts; er steigt zwischen Hypodermis und promotor der II. Antenne empor und gibt an diesen Muskel sowie an die Hypodermis Gefäße ab. Er teilt sich dann in zwei Gefäße; das eine, *α* (Fig. 14, 16), versorgt den Musculus depressor *c* der II. Antenne (Fig. 16 *depr.c*) und zieht weiter in ventrodorsaler Richtung, bis es den unteren Rand des Scheitelfortsatzes (Fig. 4, 14 *Sch*) der endoskeletartigen Ansatzfläche für den Musculus gastricus anterior erreicht hat. Dort spaltet sich das Gefäß in die Arteria rostralis (Fig. 4, 14 *A.r*) und die Arteria gastrica anterior (Fig. 4, 11, 14 *A.g.a*).

1. Die Arteria rostralis.

Sie zieht über den Scheitelfortsatz hinweg, dicht an dessen Basis entlang in das Rostrum (Fig. 4, 14). Ungefähr in dessen erstem Drittel vereinigt sie sich in der Medianlinie mit der Arteria rostralis der andern Seite zu einem unpaaren Gefäß, das sich gerade bis in die Rostrumspitze erstreckt und Seitengefäße abgibt, von denen die stärkeren in die Seitenstacheln des Rostrums führen (Fig. 4).

Der Verlauf der Rostralarterie war schon KROHN (1834) bekannt. BOUVIER stellte fest, daß diese für die Makruren gültigen Angaben für die Brachyuren nicht zutreffen, indem bei diesen die von den Arteriae laterales kommenden Rostralgefäße viel unbedeutender sind als ein Gefäß, das aus der Aorta entspringend das Mittelstück des Rostrums versorgt, ganz entsprechend dem auch bei den Makruren vorkommenden medianen Nervus rostralis (KEIM, Fig. 14). Ein solches medianes Rostrumgefäß hat später COUTIÈRE wieder bei einer Makrurengruppe, den Alpheïden, merkwürdigerweise gefunden.

Bei *Astacus* kann es auch oft den Anschein haben, als sei ein Rostralgefäß von der Aorta kommend vorhanden, das sich hernach mit den oben beschriebenen Arteriae rostrales vereinigt. In Wirklichkeit handelt es sich dann um einen Zweig der einen der beiden Rostralarterien, der wie eine Anzahl andrer in das Bindegewebe an der Basis des Rostrums und an die Musculi oculi basales anteriores (Fig. 4 *o.b.a*) abgegeben wird und zufällig sich bis in die Nähe des Oberschlundganglions erstreckt.

2. Die Arteria gastrica anterior.

Diese Arterie bleibt unter dem Scheitelfortsatz (Fig. 4, 14 *A.g.a*). Mit einem schwachen Seitenast versorgt sie den Musculus dilatator anterior superior ventriculi (Fig. 11 *m.g.a.s*) mit einem kräftigen, den Musculus gastricus anterior (Fig. 4, 11 *m.g.a*). Die Arterie zieht dann caudalwärts auf der seitlichen Magenwandung ohne Verzweigung bis in das Gastrolithenfeld; hier verhält sie sich in derselben Weise, die oben bei der Arteria gastrica posterior secunda beschrieben wurde. Sie ist aber schwächer entwickelt als der Ast jener hinteren Magenarterie, und irrigiert entsprechend auch nur ein Drittel des Drüsenfeldes.

Die andre Abzweigung *b* (Fig. 7, 10, 14, 15 *A.l.c* [*b*]) des ventrodorsal aufsteigenden Astes zieht schräg nach vorn über die Außenseite des Musculus promotor II Antennae (Fig. 14) und dann dem Nervus tegumentarius (Fig. 7 *n.t*) entlang zum Gehirn. Bevor er dieses erreicht, gibt er rostral ein starkes Gefäß ab, und zwar

3. Die Arteria maior der ersten Antenne.

(Fig. 7, 10, 15 *A.ma.*a_1).

Diese Arterie zieht außen nach vorn am Gehirn vorbei über den Nerv der II. Antenne (Fig. 7 *n.*a_2) zum Nerv der I. Antenne (*n.*a_1) und zieht diesem entlang in die I. Antenne selbst. Sie versorgt sowohl den Nerv der II. Antenne (Fig. 7) als auch deren Musculus depressor *d* und *a* (Fig. 15 *depr.d*, *depr.a*) und schließlich den Musculus promotor der I. Antenne (Fig. 10, 15 *prom*). An den Nerv der I. Antenne treten an verschiedenen Stellen zarte Seitenzweige heran (Fig. 10), die sich zwischen die Nervenfasern senken und ihnen dann parallel verlaufen, wie das Oswjannikow (1863) durch mikroskopische Untersuchung ebenfalls festgestellt hat. Diese Beziehung zwischen Nerv und Gefäß findet sich bei allen Extremitäten, doch war sie bei den untersuchten Tieren stets in der I. Antenne besonders deutlich. Bevor die Arterie zwischen den beiden Remotoren (Fig. 10 *rem.a* und *rem.b*) der I. Antenne hindurchtritt, zweigt nach der Außenseite, ganz entsprechend dem Nervus acusticus (*n.a.a*) auch im Verlauf ihm ungefähr folgend ein Gefäß ab, das an der Außenseite der Statocyste entlang zieht, der

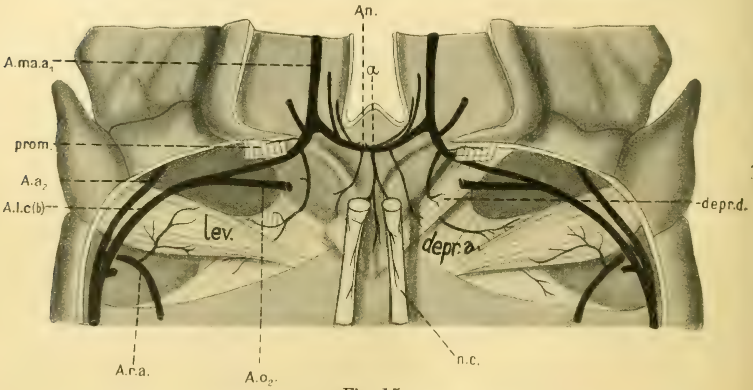


Fig. 15.

Vorderteil des Kopfes und Basalteil der ersten Antennen dorsal geöffnet; Rostrum, Augen und Gehirn entfernt: Der Ast *b* der Arteria lateralis cephalica; die Anastomose zwischen den Arterien der beiden ersten Antennen; die Arteria renalis anterior.

Ramus acusticus (*R.ac*). Ungefähr an derselben Stelle geht der den Musculus remotor *a* (*rem.a*) versorgende Zweig ab und außerdem der Zweig nach der Medianlinie zu, der den entsprechenden der andern Arteria lateralis cephalica trifft und mit ihm jene deutliche Anastomose (Fig. 10, 15 *An*) bildet, die Bouvier zuerst beschrieben hat. Beim Flußkrebs und bei *Scyllarus arctus* findet sich diese Anastomose nach seinen Angaben immer. Nach der hier vorliegenden Untersuchung gibt es auch Fälle, in denen sie fehlt; aber sie sind selten. Unter etwa 40 darauf untersuchten Tieren, sowohl *Astacus leptodactylus* als auch *A. fluviatilis nobilis* fanden sich nur zwei Exemplare der letzteren Art, bei denen die beiden Antennengefäße unverbunden waren. In beiden Fällen hatte nur das linke Antennengefäß eine sehr starke Abzweigung nach der Medianlinie; dieser Zweig hatte dann allein genau denselben Irrigationsbezirk wie die noch zu besprechenden Gefäße, die von der Anastomose der normalen Tiere ausgehen. Coutière fand bei den Alpheïden keine Anastomose vor. Wo wie bei *Astacus* oder *Scyllarus* eine solche auftritt, ist sie jedenfalls als Verschmelzung zweier Zweige der Antennengefäße, nicht als die der eigentlichen Antennenarterien selber aufzufassen, wie dies Bouvier darstellt.

Von der Anastomose gehen in die beiden Antennen je zwei Gefäße ab, die unter Umständen auch als Zweige je eines gemeinsamen Astes erscheinen können (Fig. 10, 15). Sie führen zu den Muskeln remotor *b* (Fig. 10 *rem.b*) und reductor$_2$ (*red*$_2$). Auch eine andre Variation ist nicht selten, indem das Gefäß vom reductor$_2$ bereits vor Abzweigung der Anastomose aus der Arterie entspringt (Fig. 10). Außerdem wird meist durch einen Zweig aus der Anastomose noch der Musculus depressor *d* der II. Antenne (Fig. 15 *depr.d*) versorgt. Schließlich hat noch ein unpaares Gefäß (Fig. 15 *a*) in der Mitte der Anastomose seinen Ursprung. Es verläuft in der Medianebene, indem es sich zunächst senkt und die Bänder versorgt, die in der Nähe der Ansatzstelle des Musculus depressor *d* (Fig. 15 *depr.d*) der II. Antenne befestigt sind und zum Komplex des Oesophagus gehören. Stets steigt es aber wieder schräg nach oben und endet oft im Gehirn mit einigen Zweigen, immer aber in den Schlundcommissuren, auf und in denen die feinen Endgefäße bis in die Nähe des Schlundes verfolgbar sind (Fig. 15). Es gelang nie, ein Verbindungsgefäß zwischen Anastomose und den Oesophagealästen der Arteria subneuralis (Fig. 25) festzustellen, weder bei physiologischen, noch bei Gelatineinjektionen, bei denen überall sonst die feinsten Gefäße in Gehirn und Augenganglien deutlich sichtbar waren.

Dieser Befund widerspricht dem Bouviers, welcher später von Giesbrecht in die allgemeine Beschreibung des Blutgefäßsystems der Decapoden übernommen wurde. Bouvier berichtet (1891, S. 206): ». . . du point où se réunissent les extrémités des deux artères antennaires on voit partir un prolongement impair, qui se dédouble parfois et aboutit en arrière sur la paroi antérieure de l'œsophage; là il se bifurque et se met directement en relation avec les rameaux œsophagiens qui proviennent de la bifurcation antérieure de l'artère maxillo-pédieuse. Par ce procède il se forme une sorte de collier vasculaire périœsophagien.« Manchmal sei die Kommunikation des unpaaren Gefäßes nur eine einseitige mit einem Gabelast der Arteria subneuralis. Es sei wahrscheinlich, daß sich diese Verhältnisse bei allen Makruren, vielleicht auch einigen Brachyuren wiederfinden. Sicheres kann er darüber nicht angeben: »malheureusement il n'est pas facile de la mettre en evidence, soit parceque les injections ne sont pas toujours assez bien réussies, soit parceque les individues soumis à la dissection ne sont pas assez nombreux.«

Bouvier betrachtet den Periösophagealring bei den Makruren als morphologisch und funktionell gleichwertig dem bei den Edriophthalmen, obwohl es sich dort nach Delage (1881) um einen Gefäßring handelt, der von der Aorta und der Arteria subneuralis gebildet wird. Physiologisch hält er den Ring bei *Astacus* wegen seiner schwachen Ausbildung für minder wichtig als bei den Edriophthalmen. Das Ergebnis der vorliegenden Untersuchung und Bouviers Befund lassen sich möglicherweise dadurch in Einklang bringen, daß der Periösophagealring als eine Variation anzusehen ist, die bei den hier daraufhin untersuchten Tieren, etwa 20, zufällig nicht vorkam; das ist nicht unwahrscheinlich, da ja, wie erwähnt, unter Umständen die Anastomose selbst fehlen kann, womit ein auch nur in der symmetrischen Anordnung dem der Edriophthalmen entsprechender Ring unmöglich ist. Schließlich fehlt ja auch in der Gattung der Alpheïden die Anastomose; und wenn dort ein Periösophagealring vorhanden ist, was Coutière durchaus offen läßt, so soll er dort durch den Mandibularast der Arteria lateralis cephalica mit der Arteria subneuralis gebildet werden.

Die Arteria maior I. Antennae zieht weiterhin, wie schon erwähnt, dem Nervus antennalis primus entlang, indem sie entsprechend den Muskeln Seitengefäße abgibt (Fig. 10). Hier, wie überhaupt bei der Irrigation der Muskulatur, ist die Zahl der Gefäße, die zu einem Muskel gehören, wechselnd. Meist ist es nur eines, es können aber auch zwei bis drei, ja bei langen Muskeln, z. B. in den Schreitbeinen, fünf und mehr sein. Den zwei Geißeln entsprechend teilt sich die Arteria maior ebenfalls, aber früher als die Arteria minor (Fig. 10), und die Gabeläste durchziehen die Geißeln fast bis ans Ende mit kleinen unregelmäßigen Verzweigungen. Auf das Verhältnis der Arteria maior zur Arteria minor wird bei der Darstellung der Augengefäße eingegangen werden.

Die eine Arterie, die von dem Ast *b* der Arteria lateralis cephalica abgeht, ist diese Arterie der I. Antenne; die andre ist

4. Die Arteria oculomotoria.

Wie oben dargestellt, verläuft der Ast *b* der Arteria lateralis cephalica, da, wo er die I. Antennenarterie abgibt, längs des Nervus tegumentarius (Fig. 7 *n.t*). Diesen Verlauf behält die Arteria oculomotoria (Fig. 7 $A.o_2$) bei und tritt auf diese Art ventral des Basalteiles des Lobus opticus ($n.o_1$) an das Gehirn heran, biegt dann dorsal so um, daß sie dem Lobus anliegt und zieht neben ihm in das Auge (Fig. 9 $A.o_2$).

Solange das Gefäß auf dem Gehirn verläuft, gibt es an dieses mehrere Zweige ab. Von den stärkeren und konstanten versorgt einer hauptsächlich die den Commissuren benachbarten Teile und die Commissuren selbst; zwei umfassen den Lobus opticus von beiden Seiten; ein viertes wendet sich nach vorn und unten (Fig. 7). Doch ist der Verlauf, die Anzahl und der Irrigationsbezirk der Zweige sonst wechselnd. Die Anastomosenbildung mit den Ästen der Arteria cerebri ist schon bei deren Darstellung erwähnt worden. Ein Gegensatz in der Art, wie das Gehirn durch die Aorta und die Arteria lateralis versorgt wird, besteht darin, daß von jener aus ein besonderes Gefäß, die Arteria cerebri, an das Gehirn abgeht, während das bei der Arteria lateralis nicht der Fall ist; die Arteria oculomotoria versorgt — mehr nur gelegentlich — das Gehirn.

In ihrem weiteren Verlauf hat die Arteria oculomotoria gar nichts mehr mit der Versorgung der Nerven zu tun; sie steht lediglich mit den Augenmuskeln in Beziehung. Zunächst gibt sie einen Zweig an die Muskeln attractor (Fig. 9 *attr*) und abductor (*abd*) ab. Dann, im zweiten Augenstielglied spaltet sie ventral ein verhältnismäßig starkes Gefäß *a* zum Retractor ventralis (*R.v*) ab, während dorsal die Zweige zu dem Retractor lateralis (*R.l*), dorsalis (*r.d*), medialis (*r.m*) und dem adductor (*add*) führen. Schließlich löst sich die Arterie in Kapillare in dem das Augenganglion umgebenden Bindegewebe auf.

Wie schon bei Besprechung der Aorta erwähnt wurde, haben die Augen und die I. Antennen eine doppelte Blutversorgung durch die

Aorta und die Arteria lateralis cephalica, was vom Auge schon **Krohn** bekannt war. Aus der vorliegenden Darstellung ist ersichtlich, daß die Irrigationsbezirke der beiden Augen-, bzw. der beiden Antennengefäße verschieden sind. Die Arteria lateralis führt mittels der Arteria oculomotoria im Auge nur den Muskeln Blut zu, indessen die Arteria optica nur den nervösen Apparat zu versorgen hat, ihre Bestimmung in der I. Antenne aber unklar ist, da ja der Nerv deutlich an verschiedenen Stellen durch die Arteria maior versorgt wird. Dadurch aber, daß die Aorta offenbar in erster Linie der Durchblutung des Gehirns dient, — nur die kleinen Musculi compressores annuli werden von ihr mitversorgt — wofür auch die ausschließliche Versorgung der Augenganglien als vorgeschobenen Gehirnteilen spricht, wird der Gedanke

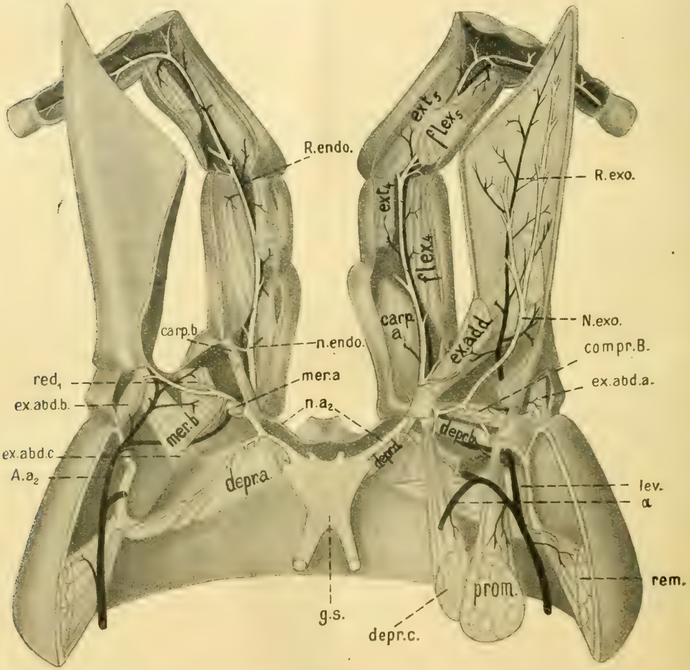

R.endo.
ext$_5$
flex$_5$
R.exo.
ext$_4$
flex$_4$
carp a
N.exo.
carp.b
n.endo.
ex.add
compr.B.
red$_1$
mer.a
ex.abd.a.
ex.abd.b.
n.a$_2$
mer.b
depr.b
depr.d
ex.abd.c
A.a$_2$
depr.a
lev.
α
rem.
prom.
g.s.
depr.c.

Fig. 16.

Die zweiten Antennen dorsal geöffnet; links die untere Muskelschicht freigelegt: Verlauf der Arterien der zweiten Antennen.

nahegelegt, ob nicht dementsprechend der antennale Aortenast ebenfalls ursprünglich Beziehung zu den nervösen Elementen der I. Antenne hatte. In solchem Sinn könnte seine Unverzweigtheit dahin gedeutet werden, daß er lediglich in den Geißeln Sinnesorgane zu versorgen hätte, und infolgedessen die zahlreichen Muskeln unberührt läßt. Das setzt aber wiederum die Annahme voraus, daß die I. Antennen in gleicher Weise wie die Augen nur als gestielte Sinnesorgane aufzufassen wären (Boas 1883). Auf jeden Fall ist die Arteria minor I. Antennae in ihrer jetzigen Ausbildung funktionell unbedeutend. Sie ist schwach und in den Geißeln, die keinerlei Muskulatur enthalten, verlaufen daneben die viel kräftigeren Enden der Arteria maior.

5. Die Arteriae glandulae viridis.

Gleich nach Abgabe des dorsoventralen Astes, aus dem einesteils die Arteria rostralis und Arteria gastrica anterior, andernteils die Arteria maior I. Antennae und die Arteria oculomotoria hervorgehen, gibt der Ramus externus die Gefäße an die grüne Drüse ab. An dieser Stelle zweigen außerdem dorsalwärts mehrere kleine Gefäße in das umhüllende Bindegewebe und die Hypodermis ab.

Bei den Arterien der grünen Drüse sind meist zwei kräftigere Gefäße von mehreren, häufig drei, schwächeren zu unterscheiden. Letztere versorgen die Blasenwand (Fig. 17 *A.ves*); sie liegen dieser nicht fest auf, sondern immer nur da, wo sie sich oder ihre Zweige wiederum verzweigen. Ist die Blase nicht stark gefüllt, so kommt dadurch eine Schlängelung und Schlingenbildung der Gefäße zustande. Diese liegen aber der Blase dicht an, sobald sie voll ist. Außer diesen Gefäßen zieht eines bis zum Mündungsstück der Blase.

Die beiden kräftigen Äste sind die Arteria saccularis (Artère sacculaire von Marchal) (Fig. 14, 17 *A.s*) und die Arteria renalis anterior (Artère rénale antérieure) (Fig. 17 *A.r.a*). Die Arteria saccularis zweigt als erste von dem Ramus externus ab und senkt sich zwischen Blase und eigentlicher Drüse in den Sacculus, das Endbläschen des Schleifenkanals ein, wie es Marchal (Taf. IV, Fig. 3) abgebildet hat. Auch seine Beobachtung, daß die Arteria saccularis nur das Endbläschen versorgt, während die Arteria renalis anterior und die später zu erwähnende Arteria renalis posterior (ein Gefäß der Arteria subneuralis) ebenso ausschließlich nur die Windungen des Drüsenganges irrigieren, konnte bestätigt werden.

Die Arteria renalis anterior (Fig. 14, 17 *A.r.a*) ist viel kräftiger als die Arteria saccularis. Sie gibt meist ein zartes Gefäß (Fig. 15, 17 *a*) an den Musculus levator II. Antennae (Fig. 15 *lev*) ab und liegt dicht der grünen Drüse auf, in die sie drei bis vier Seitenzweige einsenkt. Diese lösen sich alsbald in ungeheuer viele, feine, anastomosierende Gefäße auf, die dem Trabekelwerk des drüsigen Gewebes folgend sich in das Innere der Drüse verlieren, aber auch an deren Oberfläche zurückkehren und hier ein überaus zierliches und dichtes Netz bilden (Fig. 17 bei *). Von der Arteria renalis anterior werden nur etwa zwei Drittel des Organs versorgt. Der dritte Teil gehört zum Bereich der Arteria subneuralis. Auf den Verlauf der Gefäße im Innern der Drüse wurde im einzelnen aus den in der Einleitung angezogenen Gründen nicht eingegangen.

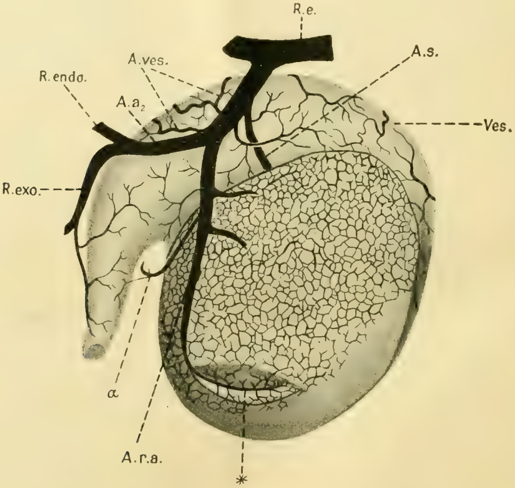


Fig. 17.

Seitenansicht von außen der linken grünen Drüse: Verlauf der Arterien der grünen Drüse. Bei * ist ein keilförmiges Stück aus der Drüse herausgeschnitten, um den Verlauf der Arteria renalis anterior im Innern der Drüse zu zeigen.

Die Untersuchung dieses Teiles des Gefäßsystems kann lediglich die Angaben Marchals bestätigen, auf dessen Abbildungen zur Ergänzung schon oben verwiesen wurde.

6. Die Arterie der zweiten Antenne.

Schließlich geht der Ramus externus der Arteria lateralis cephalica über in die Arteria II. Antennae (Fig. 4, 14, 15, 16, 17 $A.a_2$). Wie der Nerv längs der Innenseite ($n.a_2$), so tritt das Gefäß längs der Außenseite in die II. Antenne ein. Im Basipodit gabelt es sich in den Ramus exopoditis (Fig. 16, 17 *R.exo*) und in den Ramus endopoditis (*R.endo*). Der Ramus exopoditis versorgt den Musculus exopoditis abductor *a*, *b*, *c* (Fig. 16 *ex.abd.a*, *b*, *c*), den Musculus meropoditis *b* (*mer.b*), reductor ischiopoditis (red_1), Musculus carpopoditis *b* (*carp.b*), depressor *b* (*depr.b*) und den compressor basipoditis (*compr.b*) und zieht dann über den Musculus exopoditis adductor (*ex.add*) in die Schuppe hinein; dort verläuft er bis in die Schuppenspitze (Fig. 16) meist unter dem Nervus exopoditis (*n.exo*) mit sehr reicher Verzweigung.

Der Ramus endopoditis (Fig. 16 *R.endo*) geht nach seiner Abzweigung über den Musculus exopoditis abductor *c* (*ex.abd.c*), unter dem depressor *b* (*depr.b*), dann zwischen Musculus meropoditis *a* (*mer.a*) und carpopoditis *a* (*carp.a*) hindurch. Er kommt also ebenfalls neben den Nerv (*n.endo*) und begleitet ihn in der bei der I. Antenne beschriebenen Weise. Er versorgt also den Nerv selbst, den Muskel depressor *b* (*depr.b*), Musculus meropoditis *a* (*mer.a*), carpopoditis *a* (*carp.a*) und selbstverständlich die flexores und extensores der distalen Glieder. In der Geißel finden sich zahlreiche Seitengefäße, in unregelmäßiger Anordnung. Manchmal tritt ein besonders kräftiges im Propodit auf, das dann viele Geißelglieder weit sich neben dem Hauptgefäß erstrecken kann.

Daß in der II. Antenne, wie in sämtlichen Extremitäten das Gefäß sich eng in seinem Verlauf an den Nerv anschließt, hat selbstverständlich darin seine Erklärung, daß in den Gliedern zwischen den Muskeln nicht viel Raum zu Divergenzen bleibt, und Gefäß wie Nerv überdies stets den kürzesten Weg einschlagen.

III. Die Arteriae hepaticae.

Die Leberarterien entspringen dicht beieinander ventral von den Arteriae laterales cephalicae an der rostralen Herzwand beiderseits nahe der Mittellinie mit sehr weitem Lumen (Fig. 2 *A.h*). Sie dringen dann beide in die Gonade ein (Fig. 20), und zwar je eine in die eine Hälfte des paarigen Teiles derselben, an den sie je einen zarten Zweig abgeben. Häufig nähern sich hier die Arterien bis zur gegenseitigen Berührung. In Ausnahmefällen kann zwischen ihnen auch eine direkte Verbindung durch eine Anastomose stattfinden. Die Verhältnisse können sich weiterhin noch dadurch abändern, daß die Anastomose auf Kosten der einen Arterie so stark ausgebildet wird, daß diese schwindet und die beiden Leberhälften durch die andre Arterie allein versorgt werden (Chatanay, Roques 1907). Coutière fand bei den Alpheïdae einmal, daß die beiden Arterien ebenfalls an derselben Stelle über dem Darmkanal eine Anastomose bilden. Bei andern Decapoden, z. B. *Maja*, findet stets eine Verschmelzung der beiden Gefäßstämme in der Medianlinie statt (M. Edwards 1827).

Weiterhin biegt jede Arterie, zunächst noch schräg nach unten verlaufend, lateralwärts um und tritt dorsal der Mündungsstelle der Leber in den Mitteldarm (Fig. 18 *) an den Mittellappen der Leber heran (Fig. 18 *A.h*) und teilt sich hier sogleich in drei große Stämme (*a*, *b*, *c*) entsprechend dem vorderen, mittleren und hinteren Leberlappen (*v.L*, *m.L*, *h.L*). Der mittlere Stamm *b* ist am kürzesten und hält sich an der Oberfläche, während der vordere *a* und der hintere *c* gleich zwischen den Drüsenschläuchen verschwinden. Jeder der Stämme löst sich in eine sehr große Zahl feiner Gefäße auf, von denen jedes an einen Drüsenschlauch herantritt und ihn bis zu seiner Spitze begleitet, indem es feine Kapillaren an ihn und auch die daneben liegenden Schläuche abgibt. Diese Verhältnisse werden besonders bei physiologischer Tuscheinjektion sehr deutlich.

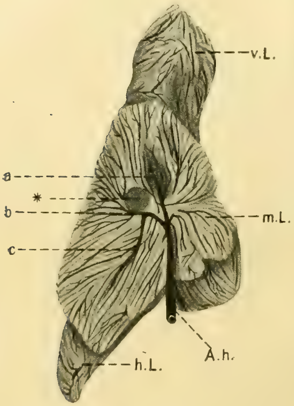


Fig. 18.

Innere Seitenansicht der rechtsseitigen Leber: Verlauf der rechten Leberarterie; bei * Mündungsstelle der Leber in den Mitteldarm.

Außer M. Edwards hat sich nur W. Schlemm (1844) mit dem Verlauf der Leberarterien bei Astaciden befaßt; das hier Vorliegende bestätigt seine Befunde.

Ortmann beschreibt in Bronns Klassen und Ordnung versehentlich die Arteriae laterales cephalicae als Arteriae hepaticae, wodurch natürlich der Verlauf beider Gefäßpaare unkenntlich wird. Ebenso ist bei der dazugehörigen, von Bouvier entlehnten Abbildung ein Versehen in der Bezeichnung der Gefäße unterlaufen. Es erübrigt sich, auf seine Darstellung einzugehen, da ihre Unrichtigkeit augenfällig ist.

Cuénot bezeichnet nach dem Vorbild von Saiht-Hilaire die Leberarterie als »artère hepato-phagocytaire«, weil nach seinen physiologischen Untersuchungen, die hier nicht wiederholt wurden, die Wandungen der Arterie phagocytäre Funktion haben. In seiner Arbeit

(1905) »L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes« gibt er übrigens ein sehr gutes Bild von einigen Leberschläuchen mit ihren Gefäßen (Taf. I, Fig. 1).

IV. Die Arteria dorsalis pleica.

Dieses Gefäß wurde bald als Aorta posterior, bald als Artère abdominale supérieure bezeichnet. Hier wird wiederum die Benennung von GIESBRECHT angewendet, da sie am deutlichsten die Besonderheit des Irrigationsbezirkes ausdrückt: die Versorgung der Pleopoden vom Rücken her.

Wie die Aorta mediana von der vorderen Herzspitze entspringt, so beginnt die Arteria dorsalis pleica an der hinteren medianen Herzkante, aber nicht dorsal, sondern da, wo diese Kante auf dem Herzboden aufsteht (Fig. 2 *B*). Ein weiterer Unterschied der Arteria dorsalis pleica (Fig. 19, 22 *A.d.pl*) gegenüber den andern bisher besprochenen Gefäßen ist der, daß sie mit einem Bulbus, einer birnförmigen Anschwellung beginnt, die mit ihrem breiten Ende an der caudalen Herzwand ansitzt, und in gefülltem Zustand mehr als halb so breit wie diese ist (Fig. 2, 3, 19, 22 *B*). Der Bulbus ist länger als breit; er liegt noch innerhalb des Pericards (Fig. 2). Von WILLIS, der ihn zuerst beim Flußkrebs fand, wurde er als Herzvorkammer betrachtet. Diese Auffassung erledigt sich durch das tatsächliche Fehlen jedes zum Herz zurückführenden Gefäßes, als welches eben früher sowohl die Arteria dorsalis pleica als auch die Arteria subneuralis betrachtet wurde. Sie ist auch von den französischen Forschern widerlegt worden.

Der Bulbus ist lediglich eine Erweiterung der Arteria dorsalis pleica, eine Folge davon, daß die Arteria subneuralis mittels der Arteria descendens nicht aus dem Herzen selbst, sondern am caudalen Ende eben des Bulbus entspringt. Die Menge Blut, die der Arteria subneuralis wegen ihres großen Irrigationsbezirkes zukommt, kann nur dann zugeführt werden, wenn das Gefäßstück vom Herzrand bis zu ihrer Abzweigung von der Arteria dorsalis entsprechend verbreitert ist; das wird durch die Bulbusbildung erreicht.

Die Aorta dorsalis pleica zieht genau in der Mittellinie, dorsal dem Darm aufliegend, in dem Abdomen caudalwärts (Fig. 19). Es gehen regelmäßig segmental angeordnet im rechten Winkel die paarigen Arteriae laterales abdominales ab. Von diesen entfällt ein Paar (Fig. 19 *A.g*) auf den Thorax, von den übrigen je ein Paar auf ein Abdominalsegment mit Ausnahme des sechsten Segmentes

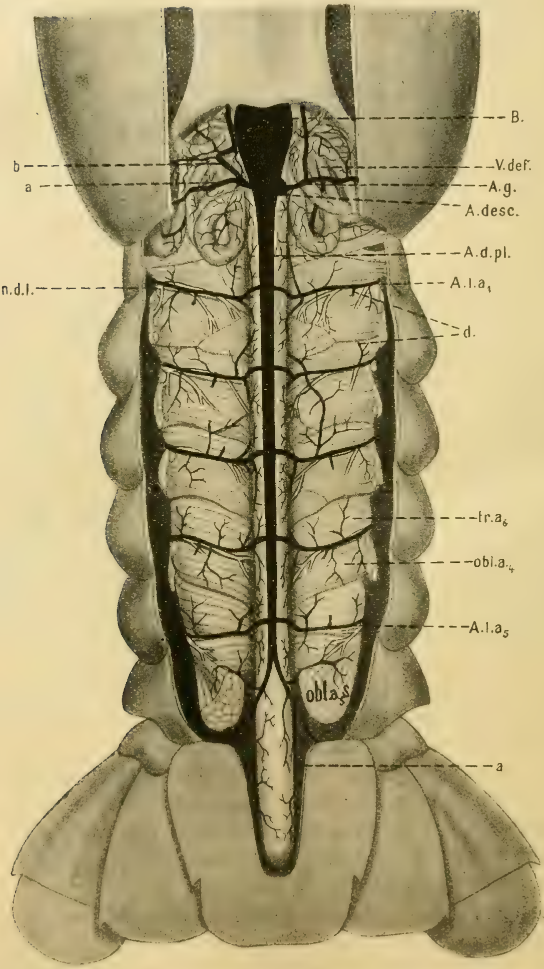

B.
b
V.def.
a
A.g.
A.desc.
A.d.pl.
n.d.l.
A.l.a_1
d.
tr.a_6
obl.a_4
A.l.a_5
obla_5
a

Fig. 19.

Caudaler Teil des Thorax und das Abdomen dorsal geöffnet; Musculi dorsales superficiales entfernt: Verlauf der Arteria dorsalis pleica und ihrer Lateraläste; die Versorgung der Geschlechtsorgane, der tiefen Abdominalmuskulatur und des Darmes.

(Fig. 19, 21 $A.l.a_{1-5}$); auf die Verhältnisse dort wird später eingegangen. Im ganzen sind also sieben Paar Arteriae laterales vorhanden.

1. Die Arteriae genitales.

Das erste Paar entspringt schon am caudalen Ende des Bulbus, aber außerhalb des Pericards. Nach ihrem Irrigationsbezirk sind sie als die eigentlichen Arteriae genitales (Fig. 19, 20 *A.g*) zu betrachten. Jedes der beiden Gefäße teilt sich in zwei Hauptzweige, von denen der eine, *a*, die ungefähr transversale Richtung beibehält und in feine Zweige sich auflösend die ausführenden Gänge, Vasa deferentia bzw. Oviducte (Fig. 19, 20 *V.def*) versorgt. Sie erstrecken sich sogar bis in die seitliche caudale Thoracalmuskulatur. Der zweite Hauptzweig *b* wendet sich nach vorn, gibt zwar auch an die ausführenden Gänge Gefäße ab, versorgt aber hauptsächlich die Genitaldrüsen selbst (*G*). Zunächst zieht er ventral des Pericards seitlich am medianen Teil des Geschlechtsorgans entlang, dann in dessen paarigen Teil; wie schon dargestellt wurde, nimmt an dessen Versorgung auch die Arteria hepatica und die Arteria lateralis cephalica teil.

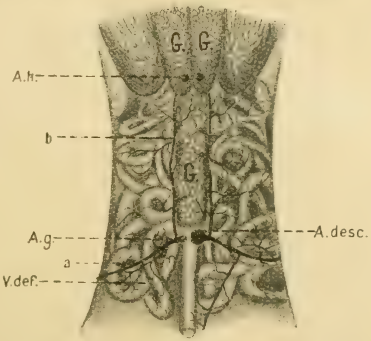


Fig. 20.

Dorsalansicht der männlichen freigelegten Geschlechtsorgane: Die Arteriae genitales.

Daß Organe aus mehreren Hauptarterien, nicht nur aus einer der sieben, das Blut zugeführt erhalten, wurde in der Darstellung bereits öfters erwähnt. Es sei nur an die Versorgung des Gehirns durch die der Aorta mediana entspringenden Gehirnarterie einerseits und durch die Arteria oculomotoria, die aus der Arteria lateralis cephalica abzweigt, anderseits erinnert. Auch der Magen wird außer durch die Arteria lateralis cephalica noch von der Arteria subneuralis, wenn auch nur zu einem sehr geringen Teil, versorgt. In dieser Beziehung sind zwei Drüsenorgane, das Gastrolithenfeld und die grüne Drüse besonders bemerkenswert. Trotz seiner verhältnismäßig geringen Ausdehnung wird das Gastrolithenfeld von zwei Arterien versorgt, indem die Arteria gastrica posterior secunda von hinten, die Arteria gastrica anterior von vorn in es eintritt. Diese beiden Arterien gehören freilich zur

Arteria lateralis cephalica, entspringen aber außerordentlich weit entfernt voneinander, wie oben dargestellt wurde, und treffen in der beschriebenen Weise im Gastrolithenfeld zusammen. Das Gastrolithenfeld wurde darum auch hier erwähnt, weil bei der grünen Drüse die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, indem auch sie von zwei Arterien, die von den entgegengesetzten Enden in sie eintreten, versorgt wird. Aber hier handelt es sich um zwei verschiedene Hauptarterien, die Arteria lateralis cephalica einerseits und die Arteria subneuralis, wie noch darzustellen sein wird, anderseits.

Der Irrigationsbezirk des ersten Paares der Arteriae laterales abdominales ist aber nicht seine einzige Eigentümlichkeit gegenüber den übrigen Paaren, sondern die höchst unsymmetrische Ausbildung weiterer Seitenzweige kommt dazu. Immer ist auf einer Seite, meist der rechten, ein ventraler Zweig so stark entwickelt, daß er vielmehr der Hauptast zu sein scheint, von dem die Arteria genitalis der betreffenden Seite nur ein Seitenzweig wäre. Das ist die Arteria descendens (Fig. 19, 20, 25 *A.desc*), durch welche die Arteria subneuralis das Blut empfängt. Das ihr entsprechende Gefäß der linken Seite ist sehr variabel. Es kann fehlen, oder ist so zart wie alle andern Seitenzweige der Arteria genitalis.

Auf die Arteria descendens wird bei der Darstellung der Arteria subneuralis eingegangen werden.

Die linke Arteria genitalis sendet dorsalwärts in die Membran, die Thorax und Abdomen verbindet, ein in ihr sich gabelndes, nicht sehr kräftiges Gefäß *c* (Fig. 22 *c*), das aber außerordentlich weit, bis in den rostralen Teil des Kiemendeckels sich in der Hypodermis erstreckt. Bei dieser Gelegenheit sei kurz auf die Durchblutung der Hypodermis überhaupt eingegangen. Es ist in der Darstellung unmöglich, alle Zweige, die an die Hypodermis abgegeben werden, aufzuzählen. Nur an zwei Stellen wurde früher darauf hingewiesen: Kurz vor der Gabelung der Arteria lateralis cephalica in den Ramus internus und externus zieht ein verhältnismäßig großes Gefäß in die dorsale Hypodermis; an der Stelle, an der der Ramus externus den gemeinsamen Stamm für die Arteria rostralis und gastrica anterior abgibt, und weiterhin bei der Abzweigung der Arterien der grünen Drüse entspringen auch mehrere Hypodermalgefäße. Aber auch die Arteria dorsalis pleica versorgt ferner, wie später dargestellt wird, durch die Zweige, die zu den Musculi superficiales dorsales abdominis ziehen, auch die Hypodermis. In entsprechender Weise geschieht es von der Arteria subneuralis aus durch die Gefäße der Musculi superficiales ventrales abdominis.

So sind an der Durchblutung der Hypodermis alle Hauptarterien außer den Arteriae hepaticae und meist der Aorta mediana beteiligt; dementsprechend ist das hypodermale Gefäßnetz sehr reich, so daß es Bouvier betrachten zu müssen glaubt als »une organe d'hématose d'une puissance extrême dont l'efficacité doit être considérable à toute époque, mais surtout après la mue«. Noch wichtiger als die Funktion der Bluterneuerung ist wohl die Aufgabe der peripheren Gefäße, nach der Häutung möglichst rasch die zur Erhärtung des Panzers nötigen Stoffe zu befördern.

2. Die Arteria pedis spurii.

Die Lateralgefäße des ersten bis fünften Abdominalsegmentes (Fig. 19, 21 $A.l.a_{1-5}$) zeigen einen übereinstimmenden Bau. Sie entspringen in gleichen Abständen voneinander. Jede Arteria lateralis abdominalis läuft um den Darm in transversaler Richtung und zieht dann auf der Grenze zwischen Musculus transversus abdominis (Fig. 19, 21 *tr.a*) und obliquus anterior (*obl.a*) nach der Seite. Sie hält also ganz denselben Weg inne wie der zum Segment gehörige Nervus dorso-lateralis (*n.d.l*), nur in entgegengesetzter Richtung. Schon bald nach ihrem Austritt aus der Arteria dorsalis pleica, gibt sie wichtige Seitengefäße ab, die sich zwischen die Stammesmuskulatur und den Darm hineinsenken (Fig. 19); zum Teil führen sie zum Darm und verzweigen sich hier rostral und caudal in kurze Endgefäße. Hier besteht ein Gegensatz zur Irrigation des Darmes bei *Homarus*, wo nach M. Edwards von jeder Arteria lateralis abdominalis nur ein Darmgefäß abgegeben wird. Zum Teil führen die Seitenzweige aber auch in die unter dem Darm liegende Muskulatur. Dort versorgen sie die Musculi obliqui posteriores und die Fascien der Musculi obliqui anteriores (Fig. 21, *obl.p*, *obl.a.f*). Hierbei ist bemerkenswert, daß die Gefäße meist nicht von der Seite her, da, wo die Musculi obliqui anteriores in die Fascien übergehen, eindringen, sondern in der Mittellinie der Fascien. Sehr häufig sind ferner Anastomosen, so daß ein Paar der Arteriae laterales ventral des Darmes miteinander in Verbindung steht (Fig. 21).

Die stärksten und meisten Gefäße der segmentalen Seitenarterien versorgen die großen Musculi obliqui anteriores und transversi abdominis selbst (Fig. 19). Sie entspringen unregelmäßig, verzweigen sich sehr reich schon auf der Muskeloberfläche und reichen dabei rostral und caudal über den ihrem Segment zugehörigen Muskelabschnitt hinaus (Fig. 19). Sie zeigen ebenfalls große Neigung zum Anastomosieren; die Anastomosen können so stark entwickelt sein, daß unter

Umständen die eine der beiden Seitenarterien ganz verkümmert. Schließlich zweigt von jeder Arteria lateralis abdominalis ein Zweig dorsalwärts an die dorsale Muskulatur und Hypodermis ab (Fig. 19, 22 *d*). Dieser tritt entweder zwischen dem Musculus dorsalis profundus abdominis (Fig. 22 *d.a.m*) und dem Musculus dorsalis superficialis medianus (*d.s.m*) oder zwischen dem medianen (*d.s.m*) und lateralen Teil (*d.s.l*) des letzteren hindurch.

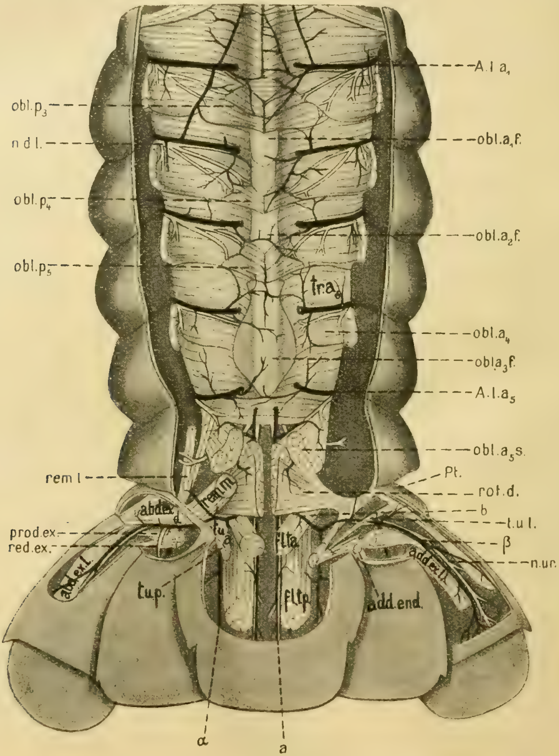

A.l a₁
obl.p₃
n d l.
obl.a₁f.
obl.p₄
obl.a₂f.
obl.p₅
tr.a₄
obl.a₄
obl.a₃f.
A.l.a₅
obl.a₅s.
Pt.
rem l
rot.d.
rem.m.
b
abd.ex.d
t.u l.
prod.ex.
tu a
Flta
β
red.ex.
add.ex.l.
n.ur.
abd.ex.l.
tu.p.
Fltp
add.end.
α
a

Fig. 21.

Das Abdomen und die Uropoden dorsal geöffnet; Musculi dorsales superficiales und Darm entfernt: Die Versorgung der tiefen Abdominalmuskulatur und der Fascien ventral des Darmes; Versorgung der Uropoden und des Telsons.

An der Seite der Stammesmuskulatur angekommen, biegt jede

Lateralarterie ventral um (Fig. 23), gibt nach außen hin an den Musculus remotor pedis spurii (Fig. 23 *rem*), an den Musculus rotator dorsalis

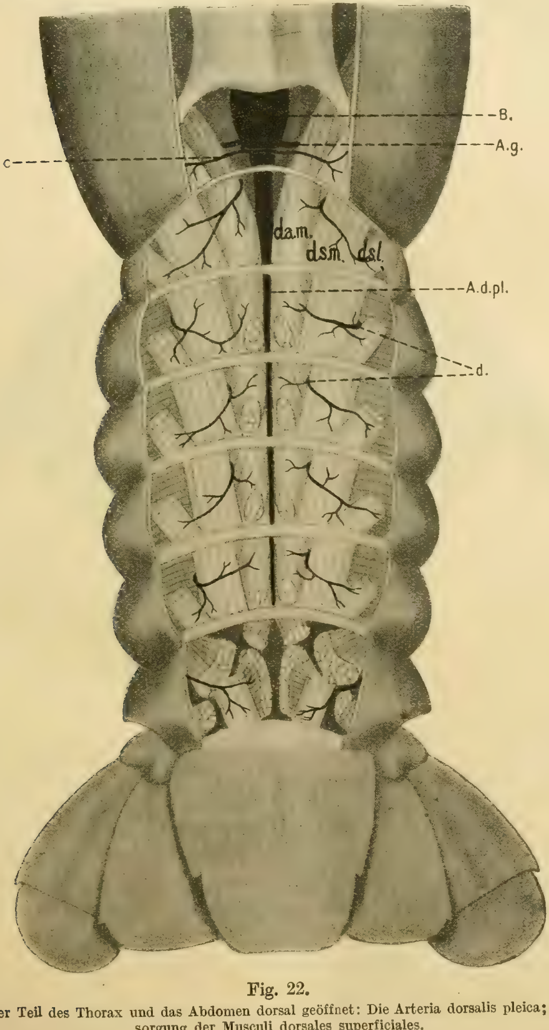


Fig. 22.

Caudaler Teil des Thorax und das Abdomen dorsal geöffnet: Die Arteria dorsalis pleica; die Versorgung der Musculi dorsales superficiales.

(*rot.d*) und das Bindegewebe Gefäße ab, und liefert dann das Schwimmfußgefäß (*A.p.s*). Von der inneren Seite, caudal des Musculus rotator ventralis (*rot.v*) tritt dieses in die Extremität ein, in der es zwischen dem Musculus reductor basipoditis (*red.b*) und den Musculus abductor exopoditis (*abd.ex*) und adductor endopoditis (*add.end*) verläuft. Entsprechend der Zweiästigkeit der Extremität gabelt es sich schließlich und versorgt den Musculus abductor endopoditis (*abd.end*) und den Musculus flagellaris endopoditis (*flag.end*) bzw. flagellaris exopoditis (*flag.ex*). Von dieser Darstellung ist jedoch das Gefäßpaar im ersten Abdominalsegment insofern auszunehmen, als es sich nicht bis in die Extremitäten erstreckt, sondern schon im Bindegewebe der Pleuren endigt. Das erste abdominale Extremitätenpaar wird vielmehr von der Arteria subneuralis aus versorgt.

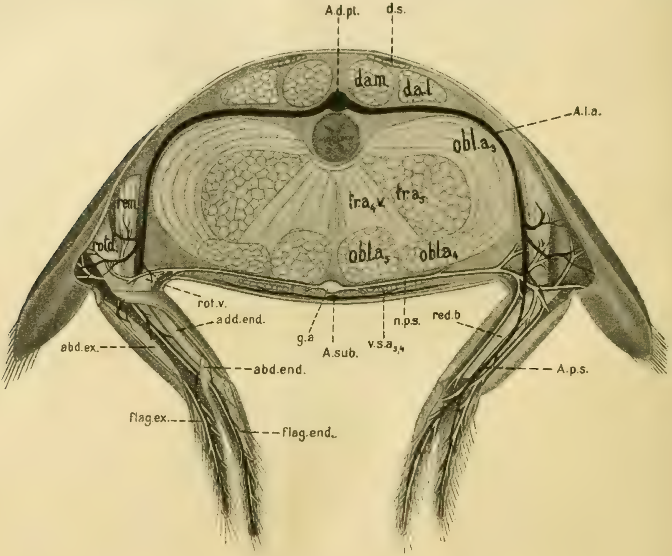
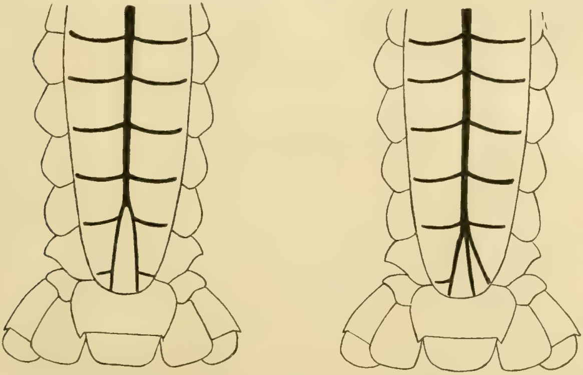


Fig. 23.

Querschnitt durch das Abdomen und das dritte Abdominalextremitätenpaar von vorn gesehen. In der rechten Extremität ist die obere Muskellage entfernt. Verlauf der Arteria lateralis abdominalis der Arteria pedis spurii.

Schließlich kommt es auch vor, daß außer den Arteriae laterales abdominales von der Arteria dorsalis pleica noch andre Gefäße abgegeben werden, nämlich ganz kleine Gefäße direkt an den Darm.

Im allgemeinen teilt sich die Arteria dorsalis pleica zwischen dem fünften und sechsten Abdominalsegment in zwei Äste, die allmählich zu beiden Seiten des Darmes ventral verlaufen, mehrere Gefäße zur Irrigation des Enddarms und an den Musculus obliquus anterior 5 (Fig. 19 *obl.*a_5*s*), in der Hauptsache aber seitlich in die Muskulatur des Telsons und der Uropoden verlaufen (Fig. 19). Darauf wird später eingegangen. Die Gabelung der Arterie kann aber variieren; sie kann rostral verschoben sein, so daß sie vor der Abgabe des fünften Paares der Lateraläste eintritt (Fig. 24 *a*); es kann aber auch mindestens ein zum sechsten Segment gehörender Lateralast noch selbständig abgegeben werden. Der Abzweigungspunkt desselben liegt dann dicht hinter den Arteriae laterales des fünften Segmentes (Fig. 24 *b*), und die Gabelung erfolgt erst im sechsten Segment. Die beiden Gabeläste bilden weiterhin ventral vom Musculus rotator dorsalis protopoditis uropodis (Fig. 21 *rot.d*) jederseits eine Anastomose mit einem Seitenast der Arteria subneuralis.



a Fig. 24. *b*

Zwei verschiedene Gabelungsformen der Arteria dorsalis pleica.

3. Der Periintestinalring.

Diese Anastomose kann sowohl noch im sechsten Abdominalsegment liegen als auch schon im Telson, stets aber befindet sie sich caudal vom Ganglion postabdominale (Keim, Fig. 28 *b*. *G.p*). Sie ist meist beiderseitig ausgebildet und bildet den Periintestinalring, der zuerst von Krohn bei *Astacus* gefunden und später dann von Bouvier mit den Verhältnissen bei andern Decapoden verglichen wurde; Bouvier gibt auch eine klare Abbildung der Anastomose beim Flußbrebs (Taf. VIII, Fig. 6).

4. Die Arterien der Uropoden.

Von dem Periintestinalring gehen auf jeder Seite zwei Gefäße ab; eines (*a*) verläuft längs dem Darm (Fig. 19), wobei es außerdem auch den Musculus flexor telsonis anterior (Fig. 21 *fl.t.a*) und flexor telsonis posterior (*fl.t.p*) versorgt und sich dann bis ins Ende des Telsons erstreckt. Das andre Gefäß (Fig. 21 *b*) zieht lateralwärts über den Musculus flexor telsonis anterior zum Musculus telso-uropedalis anterior (Fig. 21 *t.u.a*), vor dem es sich wiederum gabelt. Den einen Zweig (**α**) sendet es unter diesem Muskel an der Außenseite des flexor telsonis posterior, parallel zu dem Gefäß (*a*) in das Telson, der andre Gabelzweig *β* versorgt den Musculus remotor medialis (*rem.m*) und lateralis (*rem.l*) und zieht in den Uropoden. Im Propodit (*Pt*) teilt er sich wiederum dem Exo- und Endopodit entsprechend. Vom Exopoditast erhält die ganze Protopoditmuskulatur ihr Blut. Das Gefäß liegt zwischen dem stärkeren Teil des Musculus abductor exopoditis dorsalis (*abd.ex.d*) und dem productor exopoditis (*prod.ex*), im nächsten Glied zwischen abductor exopoditis lateralis (*abd.ex.l*) und adductor exopoditis (*add.ex*). Über den Abductor exopoditis lateralis hin wird ein Seitenzweig abgegeben, der peripher, parallel dem Hauptzweig *β*, in das Endglied des Uropods zieht, und sich wie jener im Bindegewebe dort verzweigt.

Das Endopoditgefäß geht unter dem Musculus productor exopoditis (*prod.ex*) und reductor exopoditis (*red.ex*) in das Bindegewebe des Endopodits. Auch in dieser Extremität folgt das Blutgefäß also im ganzen dem entsprechenden Nerv: Nervus uropedalis (*n.ur*).

V. Die Arteria subneuralis.

A. Die Arteria descendens.

Durch Vermittelung der Arteria descendens (Fig. 19, 20, 25 *A.desc*) erhält die Arteria subneuralis (Fig. 26 *A.sub*) das Blut. Beim Flußkrebs steigt die Arteria descendens rostral der Verbindungsstelle der Musculi obliqui anteriores primi (Fig. 25 $obl.a_1.v$) abwärts, durchbohrt die Bauchganglienkette zwischen den Ganglien des sechsten und siebenten Extremitätenpaares, und geht dann in die Arteria subneuralis über. Die Arterie ist vollkommen unverzweigt und, wie schon bei der Arteria

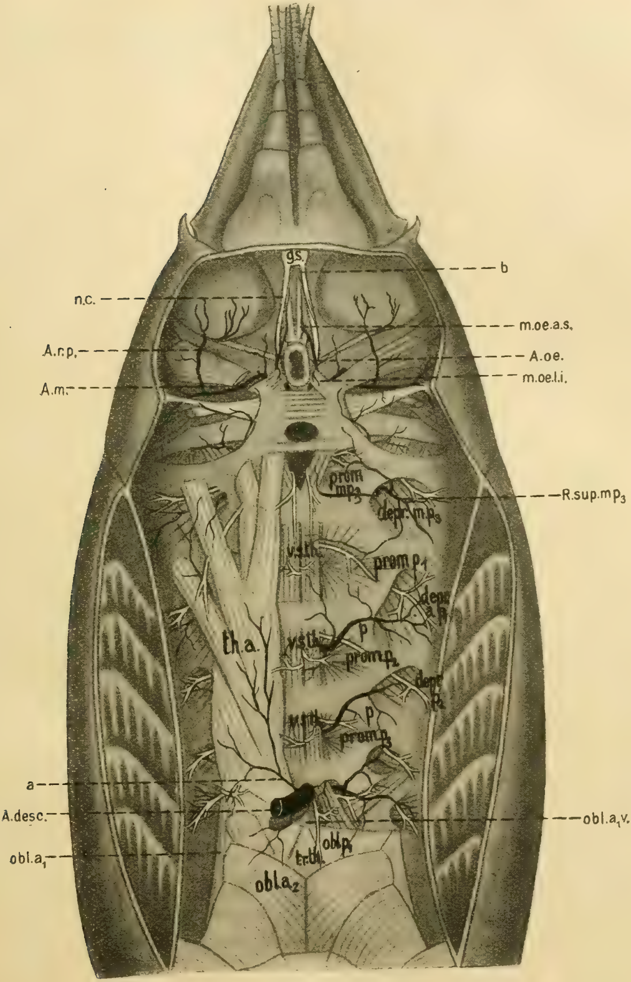

gs.
b
n.c.
m.oe.a.s.
A.r.p.
A.oe.
m.oe.l.i.
A.m.
prom mp3
R.sup.mp3
depr. mp3
v.st.th.
prom p1
depr p1
p
th.a.
v.st.th.
prom p2
depr p2
p
v.st.th.
prom p3
a
A.desc.
obl.a1v.
obl.a1
obl p1
tr.th.
obl.a2

Fig. 25.

Cephalothorax dorsal geöffnet; alle Organe außer den Schlundcommissuren, dem Gehirn und der grünen Drüse entfernt; rechts die Musculi thoracales anteriores abgetragen: Verlauf der Arteria descendens, der Rami superiores von den Arterien der Cephalothoraxextremitäten, der Arterien der Mandibeln und des Schlundes.

dorsalis pleica dargestellt wurde, ein ventraler Zweig meist der rechten Arteria genitalis. Darüber, in welcher Weise die indirekte Verbindung zwischen der großen Arteria subneuralis eben durch die Arteria descendens und den Bulbus mit dem Herzen zu deuten ist, gibt es verschiedene Auffassungen.

Claus betrachtet auf Grund seiner *Phyllosoma*-Untersuchung und der Verhältnisse bei den adulten Makruren die Arteria descendens als eine einseitige Anastomose zwischen einem Seitenzweig der Arteria subneuralis und der Arteria dorsalis pleica; er nimmt an, daß ursprünglich das Ventralgefäß durch eine kräftige periösophageale Anastomose von der Aorta mediana her gespeist wurde, wie es noch bei den Edriophthalmen der Fall ist. In dem Maß, als die Verbindung der dorsalen und der ventralen Arterie im Abdomen kräftiger wurde, schwand jene am Oesophagus. Fulinski (1908) konnte auch nachweisen, daß bei *Astacus* ontogenetisch zwei zunächst gleichwertige Seitenäste der Arteria dorsalis angelegt werden, von deren einem aus, meist dem rechten, sich die Arteria descendens entwickelt. Ihm schließt sich Bouvier an. Dagegen hält es Giesbrecht für wahrscheinlicher, daß das Ventralgefäß lediglich durch Anastomosen der vom Dorsalgefäß ausgehenden Lateraläste entstanden sei, indem die Anastomosen in der Medianlinie subneural miteinander verschmelzen. Allmählich wären die segmentalen Verbindungen rückgebildet worden, bis auf eine, eben die Arteria descendens. Als Stütze seiner Annahme zieht Giesbrecht die Tatsache heran, daß bei Isopoden nur Bruchstücke der Arteria subneuralis vorhanden sind. Auch bei *Astacus* wird nach Fulinski diese Arterie in zwei Stücken angelegt, die sich sekundär miteinander verbinden.

Von der Stelle aus, wo die Arteria descendens in die Arteria subneuralis übergeht, erstreckt sich diese in zwei Richtungen: sowohl rostral, wie caudal. Dadurch entstehen zwei Teile, die vielfach auch besonders bezeichnet wurden, der rostrale Teil hieß »Artère maxillopedieuse« oder »Arteria sternalis«, der caudale »Artère abdominale inférieure« oder »Arteria ventralis«. Die Arteria subneuralis liegt, wie ihr Name sagt, ventral unter dem Bauchmark, und zwar verläuft sie vom Unterschlundganglion bis über das Ganglion postabdominale hinaus ins Telson (Fig. 26).

B. Der rostrale Teil der Arteria subneuralis.

Dieser ist sehr stark entwickelt (Fig. 26). Mit Blut angefüllt hat das Gefäß hier nahezu die Dicke der Arteria descendens und verdeckt vollkommen von der Ventralseite das Bauchmark, unter dem es im Sternalkanal liegt. Der rostrale Teil gibt die Gefäße für die ventrale Thoracalmuskulatur, für die Bauchganglienkette

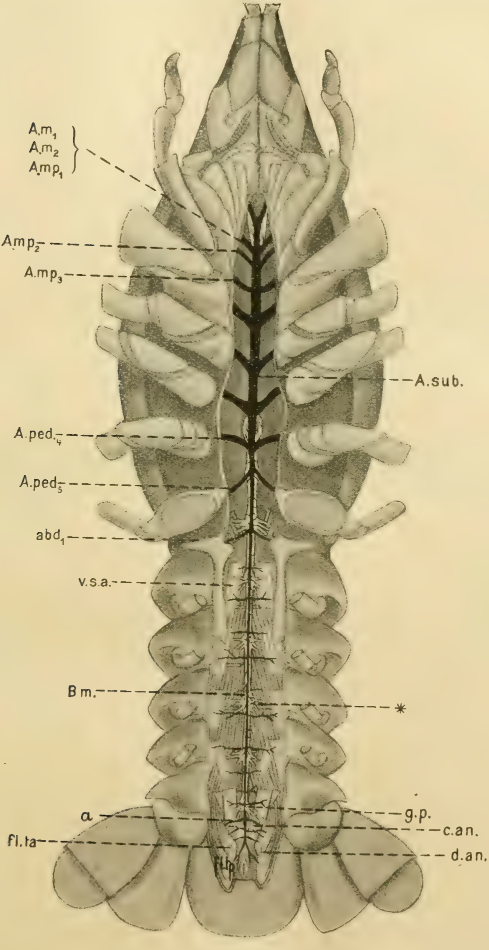

A.m$_1$
A.m$_2$
A.mp$_1$
A.mp$_2$
A.mp$_3$
A.sub.
A.ped.$_4$
A.ped$_5$
abd$_1$
v.s.a.
Bm.
*
a
g.p.
c.an.
fl.ta
d.an.
fl.p

Fig. 26.

Ventralansicht des Krebses; Arteria subneuralis freigelegt: Verlauf der Arteria subneuralis, die Versorgung des ersten abdominalen Extremitätenpaares, der Musculi ventrales superficiales abdominis und des Telsons.

soweit sie im Cephalothorax liegt, und für alle Thoracal- und Mundgliedmaßen ab.

Die Musculi thoracales anteriores (Fig. 25 *th.a*) werden hauptsächlich durch ein Gefäßpaar *a* irrigiert, das links und rechts, da wo die Arteria descendens in die Arteria subneuralis übergeht, aus der letzteren entspringt.

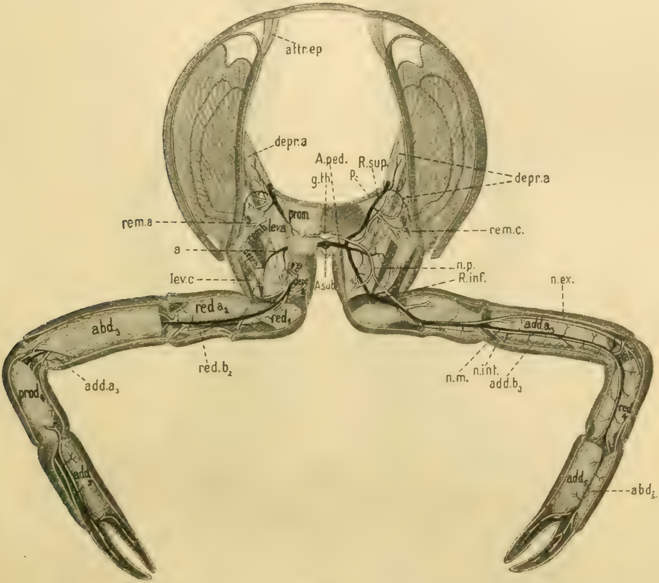
Die Blutversorgung der Bauchganglienkette ist außerordentlich reich; überall gehen von der Arteria subneuralis kleine Gefäße unmittelbar an die Ganglien und die Commissuren ab. Die Anordnung dieser Gefäße ist ganz unregelmäßig; dies gilt ebenso von der Versorgung des abdominalen Teiles der Ganglienkette (Fig. 26 bei *).

Wie die Seitengefäße der andern Arterien sollen auch die der Arteria subneuralis in der Reihenfolge dargestellt werden, in der sie vom Ursprung der Hauptarterie an abgegeben werden. Darum ist es notwendig, zunächst bei der Arterie der Gehfüße zu beginnen und mit dem Gefäß der Mandibel zu enden; bei der Darstellung des caudalen Teiles der Arteria subneuralis ist wiederum mit den Gehfüßen, dem dritten und vierten, anzufangen und mit dem Telson aufzuhören.

1. Die Arterie eines Gehfußes.

Die drei Paar Gehfüße, die nach der Einmündung der Arteria descendens rostralwärts entspringen, führen zu dem zweiten und ersten Gehfuß- und dem Scherenfußpaar. Die Irrigation dieser Gliedmaßen erfolgt immer in derselben Weise.

Die Arteria pedalis (Fig. 27 *A.ped*) teilt sich zwischen Musculus promotor (*prom*) und depressor *a* (*depr.a*) in zwei Zweige: Der Ramus superior (*R.sup*) versorgt den Musculus promotor (*prom*), den remotor *b*, *c*, *a* (*rem.b*, *rem.c*, *rem.a*) und zu einem geringen Teil den lateralen Teil des Musculus depressor *a* (*depr.a*). Dabei verläuft er dorsal über den Musculus promotor, über das Paraphragma hin (Fig. 25 *p*) zum lateralen Teil des Musculus depressor *a* des nach vorn benachbarten Beines. Einzelne feine Zweige reichen noch zum entsprechenden promotor und den anstoßenden Musculi ventrales superficiales thoracis (Fig. 25 *v.s.th*). Der Ramus inferior (Fig. 27 *R.inf*) gibt gleich nach seiner Abzweigung ein Gefäß *a* an den medianen Teil und den ventralen Abschnitt des lateralen Teils von Musculus depressor *a* (*depr.a*) und den Musculus levator *a* (*lev.a*) ab, verläuft dann zwischen dem Musculus levator *b* (*lev.b*) und depressor *a* (*depr.a*) weiterhin rostral über den Musculus reductor ischiopoditis (*red*$_1$), trifft hier auf den Nervus pedalis (*n.p*) und zieht wie dieser im Ischiopodit zwischen dem dorsalen (*red.*a_2) und ventralen Teil (*red.*b_2) des Musculus reductor meropoditis hindurch. Von da an erstreckt er sich neben dem Nervus medius (*n.m*) im Meropodit zwischen adductor carpopoditis (*add.*a_3 und *add.*b_3) und abductor carpopoditis (abd_3), im Carpopodit zwischen reductor propoditis (red_4) und productor propoditis ($prod_4$), im Propodit zwischen adductor dactylopoditis (add_5) und abductor dactylopoditis (abd_5). Alle diese Muskeln versorgt der Ramus inferior durch



altr.ep
depr.a
A.ped.
R.sup.
g.th.
p.
depr.a
rem.a
prom
leva
remb
rem.c.
a
depr.b
n.p.
lev.c
depc
Asub
R.inf.
n.ex.
red a₂
red₁
abd₃
add.a₃
red.b₂
add.a₃
n.m.
n.int.
add.b₃
prod₄
red₄
add₅
add₅
abd₅.

Fig. 27.

Fünftes Thoracalsomit mit Extremität von vorn gesehen; rechts ist die oberflächliche Muskellage entfernt: Verlauf der Arteria pedalis.

zahlreiche feine Gefäße, ebenso die Gelenkhäute; im Propodit gabelt er sich schließlich und verläuft in die vom Propodit und Dactylopodit gebildeten Scherenhälften.

Die Gefäßverteilung im großen Scherenfuß ist in der Anordnung dieselbe. Eine Abweichung findet nur insofern statt, als der Ramus superior sich nicht in der Thoraxhöhlung ausbreitet. Infolgedessen muß die oberflächliche Versorgung des lateralen Teiles des Musculus depressor *a* (Fig. 25 *depr.a.*mp_3) des dritten Kieferfußes von dessen eigenem Ramus superior (Fig. 25 $R.sup.mp_3$) erfolgen. Dieser reicht sogar seinerseits in der Thoraxhöhlung bis zum Promotor des Scherenbeines ($prom.p_1$). Eine weitere Modifikation des Gefäßverlaufes ist

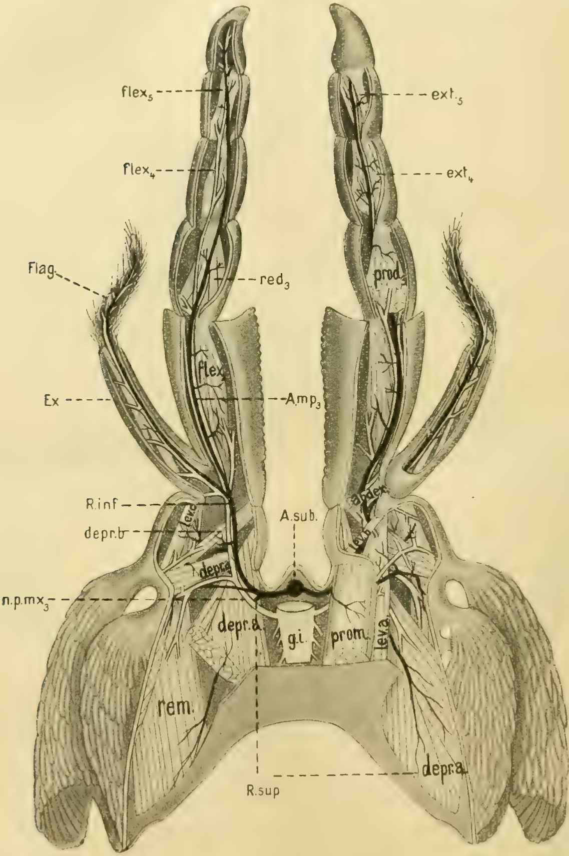

$flex_5$
$ext._5$
$flex_4$
ext_4
Flag.
red_3
$prod_3$
$flex_3$
Ex
Amp_3
abdex.
R.inf
A.sub.
depr.b
lev.a
lev.b
depr.c
$n.p.mx_3$
depr.a.
g.i.
prom.
lev.a.
rem.
depr.a.
R.sup

Fig. 28.

Dritter Kieferfuß dorsal geöffnet; links ist die höhere Muskellage entfernt.

durch die Ausbildung der Schere bedingt. Da der Musculus adductor dactylopoditis einen sehr großen Umfang angenommen hat, muß das Gefäß, wie Ortmann ausführlich beschreibt, nach innen im Bogen um den Muskel herumziehen. Dann aber verhält es sich wie die Arterie jedes Gehfußes, indem es sich gabelt und die Gabeläste mit reicher Ramifikation bis in die Spitzen der Schere sendet.

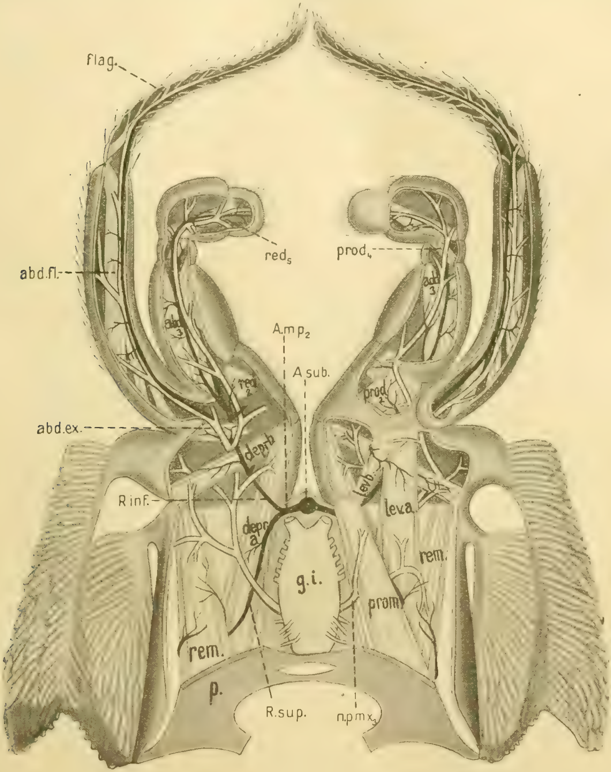

flag.
red$_5$
prod$_4$
abd.fl.
abd 3
abd 3
A.mp$_2$
A.sub.
red$_2$
prod$_2$
abd.ex.
depr b
lev b
R.inf.
lev.a.
depr a
rem.
g.i.
prom
rem.
p.
R.sup.
n.pmx$_3$

Fig. 29.

Zweiter Kieferfuß dorsal geöffnet; links ist die höhere Muskellage entfernt.

2. Die Arterie des dritten Kieferfußes.

Die Arteria III. maxillipedis (Fig. 26, 28 $A.mp_3$) ist bedeutend schwächer als die Gefäße der Gehfüße. Auch er teilt sich in einen Ramus superior (Fig. 28 *R.sup*) und Ramus inferior (*R.inf*). Ramus superior versorgt denselben Muskelkomplex wie in den Gehfüßen, den Musculus promotor (*prom*), remotor (*rem*), den lateralen und medianen Teil von depressor *a* (*depr.a*). Vom Ramus inferior erhalten durch den ersten starken Seitenzweig wieder die Muskeln levator *a* (*lev.a*), depressor *a* (*depr.a*), zum Teil auch noch der remotor, ferner depressor *b* (*depr.b*) und levator *c* (*lev.c*) das Blut. Zwischen levator *b* und depressor *b* zieht der Ramus inferior dann mit einem Ast bis in die Spitze des Exopodits, mit dem andern unter dem Musculus abductor exopoditis (*abd.ex*) in den Endopodit. In diesem versorgt er von außen her den Musculus flexor meropoditis ($flex_2$) und zieht dann zwischen den Antagonisten jedes Gliedes bis in den Dactylopodit.

3. Die Arterie des zweiten Kieferfußes.

Auch dieses Gefäß (Fig. 26, 29 $A.mp_2$) teilt sich in Ramus superior und inferior (Fig. 29). Der Ramus superior verläuft zwischen den Muskeln depressor *a* (*depr.a*) und promotor (*prom*), versorgt diese, sowie den levator *a* (*lev.a*) und erstreckt sich bis unter das Paraphragma (*p*) zum hier inserierenden Musculus remotor (*rem*). Der Ramus inferior weist keinen besonders kräftigen ersten Nebenast auf. Er verläuft zwischen promotor und depressor *a*, danach zwischen depressor *b* und dem zweiteiligen levator, worauf er sich nach Versorgung des abductor exopoditis (*abd.ex*) in den Endo- und Exopoditast gabelt. Über deren Verlauf ist nichts Besonderes zu sagen.

4. Die Arterie des ersten Kieferfußes.

Die Arterie des ersten Kieferfußes (Fig. 26, 30 $A.mp_1$) entspringt nicht selbständig aus der Arteria subneuralis (Fig. 26); sondern sie hat eine gemeinsame Wurzel mit den Arterien der ersten und zweiten Maxille (Fig. 26 $A.mp_1$, $A.m_2$, $A.m_1$). Darin besteht ein Unterschied zu den Verhältnissen bei *Homarus*. Nach Audouin und M. Edwards gibt dort die »artère sternale« an jeden Maxilliped und jede Maxille ein gesondertes Gefäß ab. Auch Bouvier schreibt: »Chez les Macroures on voit se détacher successivement et isolément, de l'extrémité postérieure de l'artère à l'extrémité anterieure, les paires artérielles des cinquième, quatrième, troisième, deuxième et première paires de pattes thoraciques, puis les paires des pattes mâchoires, celles des mâchoires et enfin celles des mandibules.« Seine Abbildung (Taf. VIII, Fig. 5) von *Astacus* entspricht dagegen nicht seiner Darstellung, wohl aber den tatsächlichen Verhältnissen, da die Gefäße des ersten Maxillarfußes, der zweiten und der ersten Maxille aus einem gemeinsamen Ast der Arteria subneuralis entspringen.

Die Arteria I maxillipedis versorgt wiederum die Muskeln promotor medialis (Fig. 30 *prom.m*), levator (*lev*) und depressor (*depr*) und teilt sich in den Ramus superior und inferior; ersterer zieht zum attractor epipoditis (*attr.ep*) und promotor lateralis (*prom.l*); letzterer gabelt sich in den Endopodit- und Exopoditzweig.

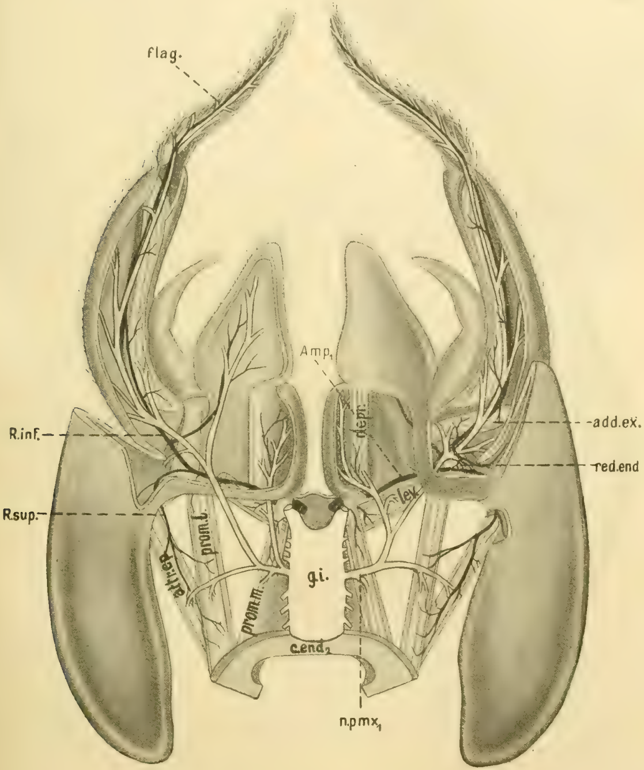

flag.
Amp₁
depr.
add.ex.
R.inf.
red.end
lev.
R.sup.
prom.l.
attr.ep.
g.i.
prom.m.
c.end₂
n.pmx₁

Fig. 30.
Erster Kieferfuß dorsal geöffnet.

5. Die Arterie der zweiten Maxille.

Dieses Gefäß (Fig. 26, 31 $A.m_2$) ist die gerade Fortsetzung der Abzweigung aus der Arteria subneuralis, die gemeinsam der ersten und zweiten Maxille und dem ersten Kieferfuß Blut zuführt.

Caudalwärts geht von dem gemeinsamen Stück die schon besprochene Arteria I maxillipedis, rostralwärts die Arteria I maxillae ab. Der Ramus superior der Arteria II maxillae versorgt den Musculus respiratorius secundus (Fig. 31 *rb*), den respiratorius primus (*r.a*) und promotor (*prom*). Der erste starke Zweig des Ramus inferior führt ebenfalls zum promotor und respiratorius primus, ferner zum respiratorius tertius (*r.c*). Auch der respiratorius quartus (*r.d*) wird vom Ramus inferior versorgt, der zwischen diesem und dem respiratorius quintus (*r.e*) verläuft und sich dann in einen Zweig für den Endo- und Protopodit und einen für den Scaphoynathit teilt.

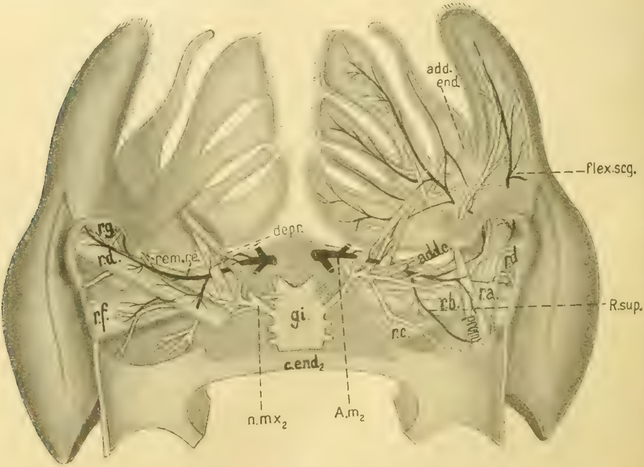


Fig. 31.
Zweite Maxille dorsal geöffnet; links ist die höhere Muskellage entfernt.

6. Die Arterie der ersten Maxille.

Von dieser (Fig. 32 $A.m_1$) geht zunächst ein Zweig ab zum Musculus dorso-ventralis anterior (Fig. 32 *d.v.a*) und zum compressor endophragmalis 1 ($c.end_1$), ein andrer Zweig zum adductor medialis coxopoditis (*add.m.c*) und depressor (*depr*). Die Arterie verläuft zwischen und längs den Muskeln promotor (*prom*) und remotor *a* (*rem.a*); ihr Ramus superior dient der Versorgung vom abductor coxopoditis (*abd.c*) und adductor lateralis coxopoditis (*add.l.c*), während der Ramus inferior den levator irrigiert und sich dann in den Proto- und Endopoditast gabelt; letzterer verläuft ventral des Musculus levator, ersterer dorsal.

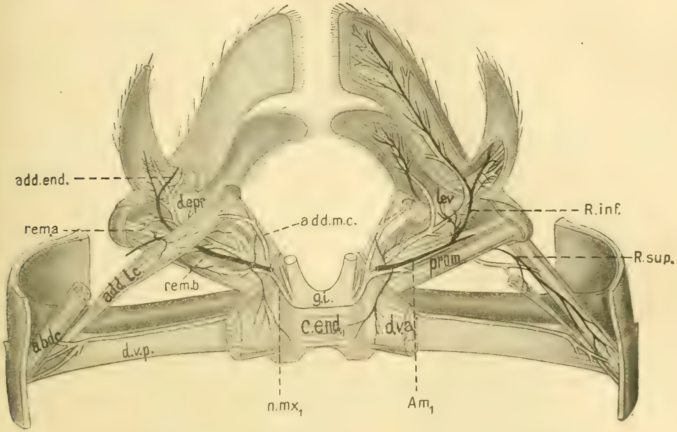

add.end.
rema
d.epr
add.m.c.
add.l.c.
rem.b
abdc
d.v.p.
g.i.
c.end.
d.v.a
lev
R.inf.
prom
R.sup.
n.mx$_1$
Am$_1$

Fig. 32.

Erste Maxille dorsal geöffnet; links ist die höhere Muskellage entfernt.

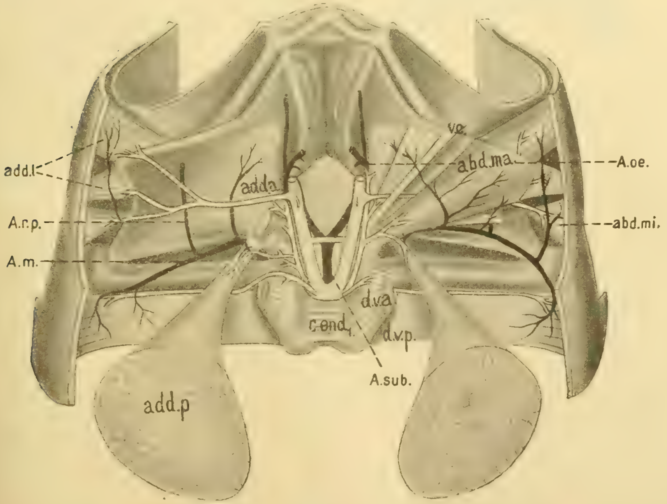

add.l
A.r.p.
A.m.
adda
v.e.
abd.ma
A.oe.
abd.mi.
d.v.a.
c.end$_1$
d.v.p.
A.sub.
add.p

Fig. 33.

Dorsalansicht der Mandibel; links ist die tiefere Muskellage freigelegt: Gabelung der Arteria subneuralis; Verlauf der Arteria mandibularis, der Arteria renalis posterior, der Arteria oesophagi.

7. Die Arterie der Mandibel und des Schlundes.

Vor dem Oesophagus gabelt sich die Arteria subneuralis (Fig. 26). Jeder Gabelast spaltet sich in zwei Gefäße (Fig. 25, 33). Das eine ist die a) Arteria mandibularis (Fig. 25, 34 *A.m*). Sie zweigt eine kurze Strecke nach der Gabelung der Arterie ab und verläuft dicht über dem Innenteil der Mandibel unter dem Musculus adductor anterior (Fig. 33 *add.a*). Unter diesem Muskel geht ein Zweig *a* ab (Fig. 34 *a*), der den flexor *a* palpi (Fig. 34 *flex.a.p*) irrigiert, im Bogen dann in den Palpus selbst zieht, um dort den flexor *b* palpi (Fig. 34 *flex.b.p*) zu versorgen. Die Arteria mandibularis verläuft selbst lateralwärts, gibt Gefäße an den Musculus adductor anterior (Fig. 33 *add.a*) und abductor maior (Fig. 33 *abd.ma*) und den Musculus ventralis capitis (*v.c*) ab, ferner an die grüne Drüse b) die Arteria renalis posterior (Fig. 33 *A.r.p*). Dieses Gefäß tritt von hinten und innen an das Excretionsorgan heran und irrigiert, wie Marchal auch beschreibt, das hintere, untere Drittel der Drüse; die Art der Verzweigung ist dieselbe, wie sie bereits für die Arteria renalis anterior beschrieben wurde. Die Arteria mandibularis wendet sich dann zum Musculus dorso-ventralis posterior (Fig. 33 *d.v.p*), versorgt den abductor minor (*abd.mi*) und adductor lateralis (*add.l*) und verzweigt sich hauptsächlich in der Hypodermis der Seite, wie es Bouvier (Taf. IX, Abb. 11 *n'*) dargestellt hat.

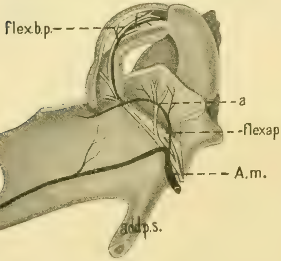


Fig. 34.

Linke Mandibel dorsal geöffnet: Die Versorgung der Musculi flexores durch die Arteria mandibularis.

c) Der andre Ast ist die Arteria oesophagi (Fig. 25, 33 *A.oe*). Diese zieht um den Oesophagus herum nach vorn, kann hier mit der entsprechenden Arterie der andern Seite anastomotisch verbunden sein, wodurch ein Periösophagealring entstehen kann, der aber im Gegensatz zu dem obenerwähnten »collier œsophageale« von Bouvier nur aus der Arteria subneuralis gebildet wird. Die Arteria oesophagi gibt zahlreiche kleine Gefäße an den Schlund ab, von denen einige sich bis auf die ventrale Magenwandung erstrecken. Von ihr aus werden auch die Muskeln des Oesophagus, Musculus dilatator lateralis inferior oesophagei (Fig. 25 *m.oe.l.i*) und dilatator anterior superior oesophagei (Fig. 25 *m.oe.a.s*) versorgt. Meist werden auch Gefäße an das Bindegewebe, die ventrale Hypodermis, vor allem an die Schlundcommissuren (Fig. 25 *n.c*) abgegeben. Diese Zweige an den Commissuren (Fig. 25 *b*) erstrecken sich vielfach bis an das Oberschlundganglion.

C. Der caudale Teil der Arteria subneuralis.

Der caudale Teil der Arteria subneuralis ist zunächst nur unwesentlich schwächer als das benachbarte Anfangsstück des rostralen Teiles. Er versorgt die zwei hinteren Thoracalextremitätenpaare (Fig. 26 p_4, p_5); deren Irrigation ist, abgesehen davon, daß wegen Fehlens der Scherenbildung eine Gabelung des Gefäßes im Propodit nicht stattfindet, vollkommen gleich der der andern Gefäße. Sobald

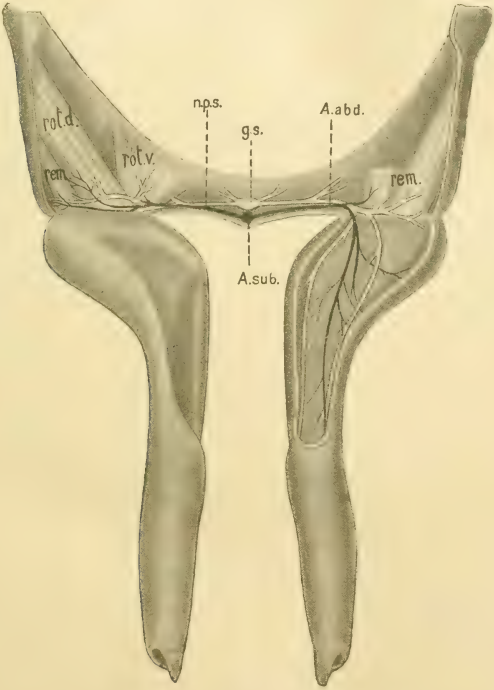


Fig. 35.

Erstes abdominales Extremitätenpaar beim Männchen dorsal geöffnet: Verlauf der von der Arteria subneuralis abzweigenden Arterien des I. Abdominalsegmentes.

die Arterie vom Thorax ins Abdomen übertritt, wird sie sehr viel dünner; sie erstreckt sich, stets Gefäße an die Ganglienkette abgebend, bis in das Telson (Fig. 26). In jedem Abdominalsegment entspringen aus ihr im allgemeinen zwei Paar schwache Gefäße, die die Musculi ventrales superficiales abdominis nahe ihren Insertionsflächen (Fig. 23, 26 *v.s.a*) und außerdem die Hypodermis versorgen. Die Musculi ventrales profundi bleiben davon unberührt.

1. Die Arterie des ersten Abdominalsegmentes.

Eine besondere Stellung nimmt das erste Abdominalsegment ein (Fig. 26 abd_1). Im allgemeinen erhält es nur ein Paar Gefäße, das kräftiger als in den andern Segmenten entwickelt ist und bis in die Extremitäten reicht. Bouvier hat dieselben Verhältnisse bei den männlichen Individuen nahezu aller von ihm untersuchten Brachyurenarten gefunden. Es ist dies aber kein Charakteristikum der Brachyuren. Bei *Astacus* versorgen in beiden Geschlechtern die Seitengefäße der Arteria subneuralis (Fig. 26 abd_1) die ersten Abdominalextremitäten. Beim Weibchen ist dies Pleopodenpaar in Form zweier ganz kurzer ungegliederter Stummel erhalten. Infolgedessen ist auch das Gefäß außerordentlich zart und kurz. Auch beim Männchen sind diese Extremitäten sehr muskelarm, da sie nur ein Gelenk besitzen. Ihre Länge macht aber doch ein ausgebildetes Gefäß notwendig. Dasselbe (Fig. 35 $A.abd_1$) versorgt die beiden Musculi rotatores, rotator dorsalis (*rot.d*) und rotator ventralis (*rot.v*) und den remotor (*rem*); es biegt zwischen rotator ventralis und dem Integument um und erfüllt mit zahlreichen bis zum Ende des Penis gehenden Verästelungen die Hypodermis.

2. Die Blutversorgung des Telson.

Wie schon bei der Arteria dorsalis pleica dargestellt wurde, vereinigen sich im sechsten Abdominalsegment oder im Telson, stets aber caudal des Ganglion postabdominale (Fig. 26 *g.p*), zwei Seitenäste (Fig. 26 *a*) der Arteria subneuralis mit zweien des Dorsalgefäßes und bilden so den Periintestinalring. Bouvier bemerkt richtig, daß darum nicht entschieden werden kann, ob der Schwanzfächer vom Dorsal- oder Ventralgefäß irrigiert wird. Nach der geringen Stärke der Anastomose zwischen den beiden Längsgefäßen und nach Analogie der übrigen Pleopoden werden die Uropoden wohl als zum Bereich der Arteria dorsalis gehörig betrachtet werden müssen. Die Arteria subneuralis setzt sich nach Abgabe jener zwei anastomosierenden Äste noch weiter caudal fort, und versorgen endlich den Darm, den Musculus compressor ani (Fig. 26 *c.an*), den flexor telsonos anterior (*fl.t.a*) und posterior (*fl.t.p*) und den dilatator ani (*d.an*).

Marburg, im August 1917.

Literaturverzeichnis.

1. Audouin und Milne Edwards, Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des Crustacés. Paris 1829.
2. Boas, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
3. Bouvier, E. L., Sur la circulation de l'écrevisse. Compt. rend. de la société de Biologie. Sér. 8. T. V. 1888.
4. — Recherches anatomiques sur le système artériel des Crustacés Décapodes. Ann. sc. nat. Paris. Sér. 7. T. XI. 1891.
5. Chatanay, J., Sur une anomalie remarcable du système artériel de l'écrevisse. Bull. Soc. Entom. France. Paris 1907. [Dort auch die Bemerkung von Roques.]
6. Chun, C., Atlantis. Bibl. Zool. Heft 19. 1895—96.
7. Claus, C., Zur Kenntnis der Kreislauforgane der Schizopoden und Decapoden. Arbeiten zool. Inst. Wien. Bd. V. 1884.
8. Coutière, H., Les Alphéidae. Ann. Sc. nat. Paris. Sér. 8. T. IX. 1899.
9. Cuénot, L., Sur la physiologie de l'écrevisse. Compt. rend. Acad. Paris. T. CXVI. 1893.
10. — L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. Compt. rend. Acad. Paris. T. CXXXVII. 1903.
11. Delage, Y., Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés Edriophthalmes marins. Arch. Z. expér. T. IX. 1881.
12. Dogiel, J., Sur le cœur des Crustacés. Compt. Rend. T. LXXXII. 1876.
13. Fulinski, B., Beiträge zur embryonalen Entwicklung des Flußkrebses. Zool. Anz. Bd. XXXIII. 1908.
14. Gerstäcker, H., und Ortmann, A. E., Subordo Decapoda. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. V. Abt. 2. 1890—1901.
15. Giesbrecht, W., Crustacea. Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. IV. Arthropoda. Jena 1913.
16. Huxley, T. H., Der Krebs. Leipzig 1881.
17. Keim, W., Das Nervensystem von Astacus fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXIII. Heft 4. 1915.
18. Krohn, A., Über das Gefäßsystem des Flußkrebses. Isis. Bd. XXVII. 1834.
19. Lemoine, V., Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux musculaire et glandulaire de l'écrevisse. Ann. sc. nat. Sér. 5. T. IX. 1868.
20. Marchal, P., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Arch. Z. expér. Sér. 2. T. X. 1892.
21. Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. T. III. Paris 1858.

22. Mocquard, F., Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés Podophthalmaires. Ann. Sc. nat. Paris. Sér. 6. T. XVI. 1884.

23. Oswjannikow, Ph., Über die feinere Struktur des Kopfganglions bei den Krebsen, besonders bei Palinurus locusta. Mém. Acad. Pétersbourg. Sér. 7. T. IV. Nr. 10. 1863.

24. Parker, G. H., The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1895.

25. Plateau, F., Recherches physiologiques sur le cœur des Crustacés Décapodes. Arch. Biol. I. 1880.

26. Schlemm, W., De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum quorundam. Diss. inaug. Berlin 1844.

27. Schmidt, Walter, Die Muskulatur von Astacus fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXIII. Heft 2. 1915.

28. v. Wettstein, O., Über den Pericardialsinus einiger Decapoden. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XX. Heft 3. 1915.

Erklärung der Abkürzungen des Blutgefäßsystems.

Herz.

fr, Musculi frontales;
L.a, Ligamentum anterius;
L.d.l, Ligamentum dorsale laterale;
L.d.m$_{(1, 2)}$, Ligamentum dorsale medianum;
L.l.a, Ligamentum latero-anterius;
L.l.p, Ligamentum latero-posterius;
L.O.d.a, Ligamentum Ostii dorsalis anterius;
L.O.d.p, Ligamentum Ostii dorsalis posterius;
L.p, Ligamentum posterius;
L.v, Ligamenta ventralia;
obl.c, Musculus obliquus cordis;
O.d, Ostium dorsale;
O.l, Ostium laterale;
O.v, Ostium ventrale;
P, Pericardialseptum.

Gefäße.

A.a$_2$, Arteria II Antennae;
A.c, Arteria cerebri;
A.desc, Arteria descendens;
A.d.pl, Arteria dorsalis pleica;
A.g, Arteria genitalis;
A.g.a, Arteria gastrica anterior;
A.gl.O, Arterie des globuligenen Organs;
A.g.p$_1$, Arteria gastrica posterior prima;
A.g.p$_2$, Arteria gastrica posterior secunda;
A.g.p$_3$, Arteria gastrica posterior tertia;
A.h, Arteria hepatica;
A.l.a$_{(1-5)}$, Arteria lateralis abdominalis;
A.l.c, Arteria lateralis cephalica;
A.m, Arteria mandibularis;
A.m$_1$, Arteria I maxillae;
A.m$_2$, Arteria II maxillae;
A.ma.a$_1$, Arteria maior I Antennae;
A.mi.a$_1$, Arteria minor I Antennae;
A.mp$_1$, Arteria I maxillipedis;
A.mp$_2$, Arteria II maxillipedis;
A.mp$_3$, Arteria III maxillipedis;
An, Anastomose;
A.o$_1$, Arteria optica;
A.o$_2$, Arteria oculomotoria;
A.oe, Arteria oesophagi;
Ao.m, Aorta mediana;
A.ped, Arteria pedalis;
A.p.s, Arteria pedis spurii;
A.r, Arteria rostralis;
A.r.a, Arteria renalis anterior;
A.r.p, Arteria renalis posterior;
A.s, Arteria saccularis;
A.sub, Arteria subneuralis;
A.ves, Arteriae vesiculi;
B, Bulbus der Arteria dorsalis pleica;

C.f, Cor frontale;
R.ac, Ramus acusticus;
R.e, Ramus externus;
R.endo, Ramus endopoditis;
R.exo, Ramus exopoditis;
R.i, Ramus internus;
R.inf, Ramus inferior;
R.sup, Ramus superior.

Erklärung der Abkürzungen der Nervatur nach W. Keim.

Bm, Bauchmark;
g.a$_{(1-5)}$, Ganglion abdominale;
g.i, Ganglion infraoesophageum;
g.p, Ganglion postabdominale;
g.s, Ganglion supraoesophageum;
g.th, Ganglion thoracale;
g.v, Ganglion ventriculi superius;
n,a$_1$, Nervus antennalis primus;
n.a$_2$, Nervus antennalis secundus;
n.a.a, Nervus acusticus;
n.c, Nervus commissurae;
n.d.l, Nervus dorso-lateralis;
n.endo, Nervus endopoditis;
n.ex, Nervus externus;
n.exo, Nervus exopoditis;
n.int, Nervus internus;
n.m, Nervus medius;
n.med, Nervus ventriculi medianus dorsalis;
n.mx$_1$, Nervus maxillaris anterior;
n.mx$_2$, Nervus maxillaris posterior;
n.o$_1$, Nervus opticus;
n.o$_2$, Nervus oculomotorius;
n.p, Nervus pedalis;
n.p.mx$_1$, Nervus pedis maxillaris primi;
n.p.mx$_2$, Nervus pedis maxillaris secundi;
n.p.mx$_3$, Nervus pedis maxillaris tertii;
n.p.s, Nervus pedis spurii;
n.s.g.i, Nervus stomato-gastricus inferior;
n.t, Nervus tegumentarius;
n.ur, Nervus uropedalis;
n.v.d, Nervus ventriculi dorsalis;
n.v.i.p, Nervus ventriculi inferior posterior;
n.v.l, Nervus ventriculi lateralis;
n.v.m, Nervus ventriculi medius.

Erklärung der Abkürzungen der Muskulatur nach W. Schmidt.

abd, M. abductor;
add, M. adductor;
add.p.s, Sehne des M. adductor posterior;
attr.(ep), M. attractor (epimeralis).
c.a, M. compressor annuli;
c.an, M. compressor ani;
carp, M. carpopoditis;
c.end, M. compressor endophragmalis;
compr, M. compressor;
d.a.l, M. dorsalis profundi abdominis, lateraler Teil;
d.a.m, M. dorsalis profundi abdominis, medialer Teil;
d.an, M. dilatator ani;
depr, M. depressor;
d,p. M. dorsalis profundi;
d.s.l, M. dorsalis superficialis, lateraler Teil;
d.s.m, M. dorsalis superficialis, medianer Teil;
d.v.a, M. dorso-ventralis anterior;
d.v.p, M. dorso-ventralis posterior;
ext, M. extensor;
flex, M. flexor;
fl.t.a, M. flexor telsonis anterior;
fl.t.p, M. flexor telsonis posterior;
lev, M. levator;
l.th.m, M. laterales thoraco-abdominales, medianer Teil;
mer, M. meropoditis;
o.b.a, M. oculi basalis anterior;
obl.a$_{(1-7)}$, M. obliqui anteriores;

obl.a_5*.s*, M. obliquus anterior$_5$, dorsolaterale Insertion;
obl.a_1*.v*, M. obliquus anterior, mediane sehnige Verbindung;
obl.$p_{(1-5)}$, M. obliqui posteriores;
o.b.p, M. oculi basalis posterior;
prod, M. productor;
prom, M. promotor;
r.d, M. oculi retractor dorsalis;
red, M. reductor;
rem, M. remotor;
r.l, M. oculi retractor lateralis;
r.m, M. oculi retractor medialis;
r.v, M. oculi retractor ventralis;
rot, M. rotator;
th.a, M. thoracales anteriores;
tr.$a_{(1-6)}$, M. transversi abdominis;
tr.a.v, M. transversi abdominis, ventraler Teil;
tr.th, M. transversus thoracis;
tu.a, M. telso-uropedalis anterior;
tu.l, M. telso-uropedalis lateralis;
tu.p, M. telso-uropedalis posterior;
v.c, M. ventralis capitis;
v.s.a, M. ventrales superficiales abdominis;
v.s.th, M. ventrales superficiales thoraco-abdominales.

Erklärung der Abkürzungen der Magenmuskulatur nach Mocquard.

A, B, D, Teile des M. interior cardiacus lateralis;
H, K, L, N, Teile des M. pyloricus lateralis;
m.c.p, M. cardio-pyloricus;
m.g.a, M. gastricus anterior;
m.g.a.s, M. dilatator anterior superior ventriculi;
m.g.p, M. gastricus posterior;
m.oe.a.s, M. dilatator anterior superior oesophagei;
m.oe.l.i, M. dilatator lateralis inferior oesophagei;
m.p.i.e, M. dilatator pylorici inferior exterior;
m.p.i.i, M. dilatator pylorici inferior interior;
m.p.s.a, M. dilatator dorsalis pylorici anterior;
m.p.s.p, M. dilatator dorsalis pylorici posterior.

Erklärung der übrigen Abkürzungen.

abd$_1$, I. Abdominalsegment;
Bl, terminaler Blindsack;
Ca, Cardiacalabschnitt;
Car, Cardiacalstück;
end, Endopodit;
ex, Exopodit;
flag, Flagellum;
G, Gonade;
Ga, Gastrolithenfeld;
gl.O, globuligenes Organ;
Gl.v, Glandula viridis;
h.L, hinterer Leberlappen;
Le, Leber;
m.l, mittlerer Leberlappen;
p, Paraphragma;
Pt, Protopodit;
Pte, Pterocardiacalstück;
Py, Pyloricalampulle;
scg, Scaphognathit;
Sch, Scheitelfortsatz;
V.def, Vasa deferentia;
Ves, Sammelblase der grünen Drüse;
v.L, vorderer Leberlappen;
Zy, Zygocardiacalstück.

Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung und Entwicklung der Radula der Gastropoden.

Von

Josef Spek.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel V u. VI.

Die chemische Natur der Radula.

Literatur: Die erste Angabe über die chemische Zusammensetzung der Radula der Mollusken finden wir in einer Arbeit von HANCOCK und EMBLETON über die Anatomie von *Eolis* (1845). Diese Forscher fanden, daß die Radula von *Eolis papillosa* weder von Essig-, noch von Salpetersäure angegriffen wird, wohl aber geschieht das in Flußsäure. Sie zogen daraus den Schluß, daß die Zähne aus Kieselsubstanz bestünden (the spines are composed of siliceous matter).

1852 suchte sich LEUCKART über das Vorkommen des Chitins bei wirbellosen Tieren zu unterrichten und fand dabei, daß auch die Radula der Cephalopoden und Gastropoden Chitin sei, da sie sich als unlöslich in Kalilauge und löslich in Salpetersäure erwies. Er untersuchte die Radula von *Helix*, *Patella* u. a.

Um dieselbe Zeit nahm BERGH, ohne LEUCKARTS Angabe zu kennen, eine chemische Untersuchung der Radula vor. Er konnte für *Marsenia perspicua* und *Buccinum antiquorum* nachweisen, daß sich die Radula in konzentrierter Salzsäure beim Kochen auflöst und ebenso auch in konzentrierter Schwefelsäure, daß sie hingegen in verdünnter Flußsäure keine wesentliche Veränderung erfährt. Seine Kieselproben fielen negativ aus. Das Resultat seiner Analyse war: phosphorsaurer Kalk und Eisen. [Eine Übersetzung der BERGHschen Arbeit findet sich in TROSCHELS: Gebiß der Schnecken (1856—1863), S. 27.]

Um die scheinbar unvereinbaren Befunde LEUCKARTS und BERGHS nachzuprüfen, nahm auch TROSCHEL bei Gelegenheit seiner umfangreichen Studien »Über das Gebiß der Schnecken« (1856—1863) mit BERGEMANN eine Analyse der Radula von *Dolium galea* vor. Er fand als anorganische Bestandteile wenig Eisen, Kalk, Kohlensäure und Phosphorsäure. (Der Veraschungsrückstand soll sich unter Aufbrausen in Salzsäure gelöst haben.) Die Radula von *Helix* und *Patella* wies dieselben anorganischen Bestandteile auf. Der Gehalt an Asche betrug bei *Helix nemoralis* 5,71%, bei *Dolium galea* 6,25%. — Als Hauptbestandteil der Radula ergab sich, da sie in Kalilauge, sowie in Mineralsäuren, mit Ausnahme der Salpetersäure, unlöslich war, Chitin.

1856 suchte KOEHLER zu entscheiden, ob die Zähnchen (»Platten«) der

Radula von *Helix* aus Chitin oder etwa aus Hornsubstanz bestünden. Er prüfte das Verhalten der Radula zu einer ganzen Reihe von Reagentien; die bei Behandlung mit diesen Reagentien eintretenden Veränderungen beobachtet und beschreibt er aber noch so ungenau bzw. unrichtig — wie es scheint, wegen allzu schwachen mikroskopischen Vergrößerungen —, daß seinen Resultaten wenig Wert beigelegt werden kann. Einige Punkte seien hier wiedergegeben: Bei Behandlung eines »feinen Schnittes durch die Schneckenzunge« (was hierunter zu verstehen ist, geht aus seiner Beschreibung nicht hervor) mit MILLONS Reagens beobachtete KOEHLER zunächst eine Rosafärbung der Grund- und Zwischensubstanz zwischen den Zähnchen der Radula. »Nach und nach werden aber auch die Zähnchen intensiv rot gefärbt und sind nur bei sehr günstiger Beleuchtung von der Grundsubstanz als blasenförmige, schwach konturierte Gebilde zu unterscheiden, die ein glänzendes weißes Centrum zu haben scheinen. Sonach schließt sich der Körper der Radulazähnchen den Proteinsubstanzen an.«

Verdünnte Salzsäure soll die Zungen (sind wohl bloß die Radulae) beim Kochen »fast vollständig« auflösen, d. h., wie ich aus den weiteren Angaben des Autors richtig herauszulesen glaube, — die Radula zerfällt in verdünnter Salzsäure in die einzelnen Zähnchen. Konzentrierte Schwefelsäure löst die Zungen zu einer braunroten Flüssigkeit.

Salpetersäure färbt die »Plättchen auf den Schneckenzungen« gelb, ohne sie anfangs zu lösen. Bei lange fortgesetztem Kochen werden sie »fast vollständig« zu einer klaren, gelblichen Flüssigkeit aufgelöst, die bei Zusatz von Ammoniak intensiv gelb gefärbt wird. Es bleibt ein »breiiger Rückstand ovaler Zellen« übrig.

Auch höchst konzentrierte Kalilauge (von 20%!) soll die Radulen »fast vollständig« auflösen. — Jod und Schwefelsäure rufen Rotbraunfärbung hervor.

KOEHLER kam zu dem Schluß, daß die Plättchen der Schneckenzungen unzweifelhaft aus Hornsubstanz bestehen. Auch anorganische Salze (wohl Ca-Salze) sollen sie enthalten.

1885 machte SOLLAS Messungen des Brechungsindexes und des specifischen Gewichtes der Zähne der Molluskenradulen und kam zu dem Schluß, daß sie wasserhaltige Kieselerde enthalten.

Seither wurde die Molluskenradula bis in die neueste Zeit chemisch nicht mehr untersucht.

Die genaueste chemische Untersuchung der Radula der Gastropoden, die wir bis jetzt kennen, hat Miß J. SOLLAS (1907) ausgeführt. Insbesondere die anorganischen Bestandteile der Radula hat sie bei einer Reihe von Formen qualitativ und quantitativ bestimmt. SOLLAS kam zum Ergebnis, daß die organische Grundsubstanz der Radula aller der von ihr untersuchten Formen Chitin sei. Dieses identifizierte sie auf Grund von Bestimmungen des spezifischen Gewichtes und des Brechungsindexes der von den anorganischen Bestandteilen befreiten Radula als solches. Die Docoglossen zeichnen sich von den übrigen Gruppen der Gastropoden durch einen besonders hohen Gehalt der Radula an Siliciumdioxydhydrat aus. Alle übrigen Gruppen (einschließlich der Rhipidoglossen) haben Radulazähne mit einer oberflächlichen »Schmelzschicht« von Calcium, Eisen und Phosphorsäure und gelegentlich auch Kieselerde. Bei den Docoglossen (*Patella*) kann der Veraschungsrückstand bis zu 27% des Gesamtgewichtes ausmachen, bei den übrigen Gruppen wesentlich weniger, nämlich 2,4—6%.

Was die Radula von *Patella* im speziellen anbetrifft, gibt Sollas an, daß sie sich in konzentrierter Salpetersäure nur teilweise löst, und daß insbesondere das Eisen der schwarzbraunen Zahnspitzen schwer entfernt werden kann. Zähne, deren Chitin in Salpetersäure gelöst, und die vom Eisen befreit worden waren, hatten ein spezifisches Gewicht von durchschnittlich 1,98, was dem spezifischen Gewicht von SiO_2 mit einem Wassergehalt von 9,85% entspricht. In Flußsäure verliert die Radula in einigen Stunden ihre braune Farbe; kocht man sie dann in Salpetersäure, so löst sie sich ganz auf, da ja das Siliciumdioxyd schon durch die Flußsäure gelöst worden ist. Bei Behandlung mit einem Farbgemisch von Bethes Farbe und Boraxkarmin (bzw. Eosin) blieben bei *Patella* wie auch andern Gastropoden die jüngsten Zähne farblos, ältere Zahnreihen färbten sich mit den Plasmafarbstoffen (Boraxkarmin oder Eosin) ganz, in noch älteren Zahnreihen färbten sich meist nur noch die Lateralzähne mit diesen Farben, während Marginal- und Medianzähne nur noch Bethes Färbung annahmen. — An den ausgebildeten Zähnen von *Helix* färbte sich nur die Basalplatte mit den gewöhnlichen Farben.

Nach Sollas' Befunden wechselt der Gehalt der Radula von *Helix aspersa* an Siliciumdioxyd je nach den Jahreszeiten. Im Winter waren die Radulen kieselhaltig, im Sommer nicht; im Sommer enthielt die Asche 35,6% P_2O_5.

In seinen »Studien über das Chitin« macht Wester (1909) die kurze Angabe, daß auch die Radulen der Gastropoden und Cephalopoden die für das Chitosan, ein Abbauprodukt des Chitins (s. später), charakteristische Jodfärbung zeigen, daß »auch die Kiefer, z. B. von *Arion*, zum Teil aus Chitin bestehen und daß in diesem Falle der Darmkanal von den Kiefern bis zur Radula mit einer zarten Chitinhaut ausgekleidet ist«.

Eigene Untersuchungen.

Wenn wir das Ergebnis aller bisher ausgeführten Untersuchungen über die chemische Natur der Radula der Gastropoden zusammenfassen wollen, so ergibt sich, daß noch am genauesten die anorganischen Bestandteile geprüft worden sind, und daß die Resultate der mit ihnen ausgeführten Analysen auch einigermaßen übereinstimmen. Calcium und Eisen wurden immer gefunden, von den Säuren die Phosphorsäure, der Gehalt an SiO_2 wurde als variabel erkannt.

Wesentlich ungenauer wurde die chemische Natur der organischen Bestandteile der Radula ermittelt, ist doch Koehler (1856) der einzige, der auf Eiweißkörper geprüft hat, während man sonst ziemlich allgemein an der chitinösen Natur der Radula festhielt, ohne daß man sie aber, abgesehen von Westers Chitosanproben, mit Sicherheit hätte nachweisen können.

So erschien es mir denn, nachdem ich von Herrn Prof. O. Bütschli auf dieses noch wenig bearbeitete Gebiet aufmerksam gemacht worden war, zunächst in erster Linie für notwendig, zu entscheiden, inwieweit Eiweißkörper einerseits und Chitin anderseits am Aufbau der organischen Grundsubstanz der Radula der Gastropoden beteiligt seien.

Ich begann meine Untersuchungen an den Radulen von *Helix pomatia* L. und *Arion empiricorum* (Fér.), um sie dann später auch auf einzelne Vertreter der andern Hauptordnungen der Gastropoden auszudehnen.

Über die Technik der Untersuchungen braucht wenig Allgemeines vorausgeschickt zu werden. Verwendet wurden zu den Untersuchungen Radulen von frisch in Alkohol abgetöteten oder schon seit längerer Zeit in 70% Alkohol konservierten Tieren. Die Radula wurde zunächst mechanisch von den Weichteilen befreit und dann noch, je nach ihrer Verwendung, wie unten noch genauer beschrieben werden soll, auf chemischem Wege gereinigt.

A. Die Radula von Helix und Arion.

1. Untersuchung auf Eiweißkörper.

Es ist schon seit lange bekannt, daß die Radula der Mollusken auch in hochkonzentrierter Kalilauge unlöslich ist. Dieses Verhalten zu konzentrierter Kalilauge, sowie ihre Schwerlöslichkeit in verdünnteren Mineralsäuren mit Ausnahme der Salpetersäure waren ja die Eigenschaften, aus welchen die älteren Autoren den Schluß zogen, daß die Radula aus Chitin bestehe.

Es war nun sehr naheliegend, so zu verfahren, daß man die Radula zunächst mit konzentrierter Kalilauge auskochte, in Wasser abspülte und nun mit ihr die Eiweißreaktionen ausführte. Es mußte dann nur noch durch genaues Vergleichen mit einer nicht in KOH ausgekochten Radula festgestellt werden, ob sich bei der Behandlung mit Kalilauge nicht am Ende irgendein Bestandteil der Zähne, der ja eben aus einem Eiweißkörper bestehen konnte, gelöst habe, und nicht etwa nur die Hauptmasse der Zähne ungelöst geblieben sei. Insbesondere bei jenem negativen Ausfall der Eiweißreaktionen durfte eine solche Kontrolle nicht unterlassen werden.

Radulen von *Helix pomatia* und *Arion empiricorum*, die mit konz. (35%) KOH ausgekocht worden waren, färbten sich nun, als sie mit Millons Reagens behandelt wurden, gar nicht rot. Um sie mit Radulen vergleichen zu können, welche nicht mit Kalilauge behandelt worden waren, mußte versucht werden, die Radula auf andre Weise von dem anhaftenden Gewebe zu befreien. Eine mechanische Reinigung der abpräparierten Radula und Ausschütteln in kaltem oder warmem Wasser führt zwar nie zu sauberen Präparaten, immerhin reichte aber schon diese Methode dazu aus, nicht mit Kalilauge behandelte Radulen mit in KOH ausgekochten morphologisch vergleichen zu können. Es ergab sich kein Unterschied. Die Zähnchen der in KOH ausgekochten Radula sahen ganz intakt aus und unterschieden sich in gar nichts von den bloß in Wasser gereinigten. Wenn auch diese ersten Befunde schon die Möglichkeit auszuschließen schienen, daß Eiweißkörper die Hauptmasse der organischen Grundsubstanz der Radula bilden könnten, konnte damit die Frage nach einer Beteiligung von Eiweißstoffen am Aufbau der Radula noch keineswegs als erledigt gelten. Es mußte festgestellt werden, ob die Eiweißreaktionen auch nach einer Vorbehandlung der Radula mit andern die anhaftenden Gewebsteile auflösenden Mitteln, etwa Verdauungsfermenten oder verdünnter Kalilauge negativ ausfallen. — Ich wandte nun zunächst zur Reinigung der Radula Lösungen von Verdauungsfermenten an, und zwar eine mit Soda schwach alkalisch gemachte Lösung von Pankreatin (bezogen von E. Merck, Darmstadt) und salzsaures Pepsin. In Pankreatin, dem ich dann in Zukunft den Vorzug gab, mußten die Radulen 12—24 Stunden verbleiben, bis sich die zelligen Elemente so weit auflösten, daß beim Ausschütteln in Wasser die Radula vollständig sauber erhalten wurde.

Mit den auf diese Weise von Zellelementen gereinigten Radulen wurden nun die Reaktionen auf Eiweißstoffe ebenfalls ausgeführt. Das Resultat war überraschend. Es trat nämlich bei Behandlung mit Millons Reagens eine intensive Rotfärbung der Radulen ein. Genauere Untersuchung ergab, daß sich die Basalmembran der Radula ganz besonders schön rot färbte, wie dieses insbesondere an den randlichen Partien der Radula, wo die Zwischenräume zwischen den aufeinander folgenden Querreihen der hier wesentlich kleineren Zähne recht groß sind, deutlich unterschieden werden kann. In den mittleren Partien der Radula schließen die Zähnchen sowohl in den Längsreihen, als auch in den Querreihen unmittelbar aneinander an, so daß man dann natürlich in der Aufsicht auf die Radula (von der Ober- oder Unterseite) von der Basalmembran nur wenig zu sehen bekommt. An den Zähnchen selbst — die der jüngsten Reihen wollen wir hier noch außer acht lassen — färbte sich nur die Basalplatte rot, und auch diese nicht ganz, sondern nur in ihren Randpartien, während die Mitte farblos oder doch heller blieb. Die Hauptmasse des Zahnes, die ganze Zahnspitze, blieb farblos. Um mit Sicherheit feststellen zu können, welche Partien der Einzelzähnchen sich mit Millons Reagens färben, muß man die Zähne isolieren, da die starke Färbung der Basalmembran die Unterschiede in der Färbung der einzelnen Partien der ihr aufliegenden Zähne nur schlecht erkennen läßt. Auf einem andern Wege kann man nun aber bewirken, daß sich die Eiweißstoffe der Basalmembran vollständig herauslösen, die Basalmembran also bei den Farbreaktionen auf Eiweißkörper vollständig farblos bleibt, während der Eiweißkörper in den Zähnen nicht aufgelöst wird. Man erreicht dieses einfach dadurch, daß man die Radula in etwa 5—10% Kalilauge auskocht. Ich werde hierauf noch einmal an späterer Stelle, bei Besprechung der Löslichkeitsverhältnisse des Eiweißkörpers der Radula zu sprechen kommen, hier mußte ich nur vorgreifend diese Tatsache erwähnen, weil sie mir die beste Methode lieferte, die Verteilung des Eiweißkörpers in den Zähnchen der verschiedenen Teile der Radula auch im Zusammenhang, an nichtzerzupften Präparaten zu studieren.

Wird nun die Radula von *Helix pomatia* mit verdünnter KOH (meistens wurde 5%ige verwendet) ausgekocht, in Wasser ausgewaschen und dann mit Millons Reagens behandelt, so lassen sich an dem Präparat, das — wie nicht unerwähnt bleiben soll — in Glyzerin aufbewahrt werden kann, folgende Einzelheiten unterscheiden: Die Basalplatten der Zähne der mittleren Reihen (Taf. V, Fig. 1) sind alle intensiv ziegelrot gefärbt. Die Färbung und somit der Eiweißstoff verteilt sich nicht gleichmäßig über die ganze Basalplatte, sondern bildet einen peripheren Ring oder besser Rahmen, während die Mitte der Basalplatte farblos oder doch nur viel schwächer gefärbt bleibt als der »Rahmen«. Die Längsseiten des Rahmens verlaufen am Rande der Basalplatte, die hintere (in der Zeichnung untere) Querseite in einiger Entfernung vom Rande der Basalplatte und parallel zum Rande. Die Basalplatte läuft nach hinten in eine dünne Lamelle aus, die sich unter den hinten folgenden Zahn schiebt und in die Basalmembran der Radula übergeht. Betrachtet man den Zahn von der Dorsalseite, so stellt diese hintere, dünne Endpartie der Basalplatte eine die hintere Querseite des Rahmens, die besonders intensiv gefärbt ist, umsäumende, fast oder ganz farblose Randzone dar. Auch an der vorderen Querseite der Basalplatte ist nicht die Randzone der Platte selbst am intensivsten gefärbt, sondern es verläuft auch hier in einiger Entfernung vom Rande und ungefähr parallel zu ihm ein lebhaft rot gefärbtes Querband, das seitlich kontinuierlich in die Längsseiten des Rahmens übergeht (Taf. V, Fig. 1). Die vor diesem vorderen roten Querband gelegene vorderste Partie der Basalplatte ist auch stets gefärbt, aber ihre Färbung erscheint (jedenfalls nur infolge ihrer geringen Dicke) weniger intensiv.

Nach der farblosen oder doch wesentlich schwächer gefärbten Mitte der Basalplatte hört die Färbung bei *Helix pomatia* meist mit ziemlich scharfen Konturen auf.

Es ist vielleicht nicht unnötig, nochmals hervorzuheben, daß die eben beschriebene Verteilung des Eiweißkörpers in den älteren Zähnen von *Helix* nicht nur etwa durch teilweise Herauslösung des Eiweißes aus dem Zahnkörper bei der Behandlung mit 5% KOH vorgetäuscht wird, sondern an den bloß mit Wasser oder Pankreatin gereinigten Präparaten sich genau so darbietet, wenn man die Zähnchen von der in diesem Falle ebenfalls intensiv gefärbten Basalmembran abtrennt und für sich betrachtet.

Die Basalplatte zeigt eine eigentümliche längsstreifige Struktur (Taf. V, Fig. 1—5). Bei starker Vergrößerung erkennt man mit überzeugender Deutlichkeit, daß die in der Längsrichtung verlaufenden Fasern nichts andres sind als Längsreihen kleiner Wabenräumchen. Die Längswände der Waben sind stets dicker als die Querwände, so daß dann bei schwächerer Vergrößerung das Gesamtbild der Struktur ein längsstreifiges ist. Die wabige Struktur setzt sich gegen die dünnen Randlamellen nicht fort, sondern hört vorn und hinten mit ziemlich scharfer Grenzlinie in einiger Entfernung vom Rande, ungefähr dort, wo der intensiv rot gefärbte Rahmen beginnt, auf. Die Strukturen wurden bei ziemlich stark zugezogener Blende in die Figuren eingezeichnet.

Vergleichen wir in dem mit Millons Reagens behandelten Präparate die mehr seitlich gelegenen Längsreihen der Zähne mit den eben beschriebenen mittleren, so können wir, je weiter wir nach dem seitlichen Rande der Radula fortschreiten, ein allmähliches Blasserwerden der Rotfärbung konstatieren (Taf. V, Fig. 2—5). Der rote Rahmen verläuft immer ungefähr an der Grenzlinie der strukturierten Partien der Basalplatte. Er ist an der hinteren Querseite stets am stärksten ausgebildet. Die dünnen Randzonen der Basalplatte werden immer schmäler, um schließlich an den ganz am Rande der Radula stehenden Längsreihen der Zähne ganz zu schwinden. An diesen seitlichen Zähnen (Taf. V, Fig. 5) ist auch von einer Rotfärbung mit Millons Reagens nichts mehr zu bemerken.

Die allmählichen Veränderungen, welche die Zähne einer Längsreihe auch in bezug auf die Farbreaktion mit Millons Reagens am Anfang der Radula, in den jüngsten Zahnreihen zeigen, sollen im letzten Abschnitt, beim Studium der Entwicklung der Radula näher erörtert werden.

Betrachten wir nun einige isolierte Zähne der mit Millons Reagens behandelten Radula auch in der Seitenansicht (Taf. V, Fig. 6 und 7).

Wir sehen, daß die Rotfärbung stets auf die Basalplatte beschränkt bleibt. Die Hauptmasse des Zahnes bleibt stets ganz farblos. Stellen wir den Zahn durch Verschieben des Deckglases etwas schräg (Taf. V, Fig. 7), so tritt auch in der Seitenansicht der rote Ring mit der hellen Mitte sehr deutlich hervor. Allgemein erscheint die Rotfärbung in der Seitenansicht intensiver als in der Aufsicht, weil man ja in diesem Falle durch dickere gefärbte Partien sieht. Um so schärfer heben sich dadurch dann auch die gefärbten Partien von den ungefärbten ab. Die vordere dünnere Randpartie der Basalplatte erscheint hier natürlich nicht heller.

Die streifigen Strukturen zeigen einen mehr oder weniger bogigen Verlauf, die Wabenreihen sind nicht horizontal übereinander geschichtet.

Die faserigen mittleren Partien der Basalplatte ragen nach unten meist etwas über den roten Rahmen heraus (Taf. V, Fig. 6 und 7).

Es war ein naheliegender Gedanke, daß die wabig-streifige Struktur der Basalplatte mit der Einlagerung des Eiweißkörpers in die Grundmasse der Zähne in Beziehung stehen könnte. Daß der Eiweißkörper tatsächlich nur in irgendeine andersartige Grundmasse des Zahnes eingelagert ist, geht schon aus dem bisher Gesagten hervor; ich brauche nur daran zu erinnern, daß sich der Eiweißkörper in konzentrierter Kalilauge vollständig herauslöst, ohne daß dadurch irgendein Teil des Zahnes verschwindet. Man könnte sich nun vorstellen, daß einer solchen Einlagerung des Eiweißkörpers in eine heterogene Grundmasse die oben beschriebenen Strukturen ihre Entstehung verdanken. Prüft man nun aber die diesbezüglichen Verhältnisse genauer, so ergeben sich doch bald Tatsachen, die mit einer solchen Annahme unvereinbar sind. Erstens finden wir den Eiweißkörper auch an solchen Stellen der Basalplatte vor, die nichts von einer Struktur zeigen; ich verweise auf das vordere Randstück der Basalplatte in Taf. V, Fig. 1—4. Andererseits ist die wabige Struktur gerade in der Mitte der Basalplatte immer sehr deutlich ausgebildet, ohne daß die Mitte sich bei *Helix pomatia* rot färben würde. Auch besonders in der Seitenansicht (Taf. V, Fig. 6 und 7) sieht man, daß die unten über den roten Rahmen hervorgehenden mittleren streifigen Teile der Basalplatte ganz farblos sind. Schließlich sei dann noch auch auf den randlichen Zahn in Taf. V, Fig. 5 hingewiesen, dessen ganze Basalplatte die wabigen Strukturen sehr deutlich zeigt, ohne daß eine Spur von Rotfärbung zu bemerken wäre. Im letzten Abschnitt über die Entwicklung der Radula wird uns die Frage nach der Art der Einlagerung der Eiweißkörper in die Grundmasse des Zahnes noch näher beschäftigen.

Taf. V, Fig. 8 zeigt uns einen mit MILLONs Reagens behandelten Zahn der Radula von *Arion empiricorum.* Im allgemeinen erkennen wir genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie von *Helix pomatia* kennen gelernt haben. Auch hier ist der Eiweißkörper, wie man sich an einem von der Seite betrachteten Zahn (der nicht besonders abgebildet ist, weil er ganz ebenso aussieht, wie der von *Helix* in Taf. V, Fig. 6 abgebildete) überzeugen kann, nur in die Basalplatte eingelagert, während die Hauptmasse des Zahnes ganz farblos bleibt. Auch bei *Arion empiricorum* zeigt die von oben oder von unten betrachtete Basalplatte einen besonders intensiv gefärbten roten Ring (Taf. V, Fig. 8), während die vordere und hintere dünnere Randlamelle wesentlich schwächer gefärbt erscheinen. Die Mitte der Basalplatte ist nie farblos — darin unterscheidet sich der Zahn von *Arion* von dem von *Helix.* Die rote Färbung nimmt nach der Mitte zu an Intensität kontinuierlich ab und ist im Centrum am blassesten.

Nachdem nun festgestellt worden war, daß bei Behandlung der Radula von *Helix* und *Arion* mit MILLONs Reagens sich stets nur ganz bestimmte Partien der Zähne in ganz charakteristischer Weise rot färben, war die nächste Frage die, wie sich die Radulen der erwähnten Pulmonaten zu andern Eiweißreagentien verhalten. Es wurde daher mit der Radula zunächst auch die Biuret- und Xanthoproteinreaktion ausgeführt.

Die Biuretreaktion fiel positiv aus. Eine Radula oder ein Stück derselben wurde in Natronlauge gebracht, der einige Tropfen einer stark verdünnten Kupfersulfatlösung zugesetzt wurden. Die Radula nahm, wie man schon unter der Lupe deutlich erkennen konnte, einen blaßvioletten Farbenton an. Betrachtete man sie unter dem Mikroskop, so ergab sich, daß sich genau dieselben Teile violett färbten, die mit MILLONs Reagens behandelt Rotfärbung zeigten. Wenn auch das blasse Violett der Biuretreaktion sich viel weniger von den ungefärbt gebliebenen Teilen der Zähne abhob (besonders wenn die Zähne an sich schon durch Eisensalze etwas bräunlich gefärbt waren), als das Ziegelrot der MILLONschen Reaktion, so konnte doch ohne weiteres erkannt werden, daß auch bei dieser Farbreaktion die Zahnspitzen stets ganz farblos blieben (Taf. V, Fig. 9, *Helix pomatia*), und daß die Basalplatte einen violetten Rahmen und ein ungefärbtes Centrum hatte (Taf. V, Fig. 9). Die Übereinstimmung der beiden Farbreaktionen geht aus einem Vergleich von Fig. 1 und Fig. 9, Taf. V unmittelbar hervor. Auch die Unterschiede in der Färbung der medianen und der mehr randlich stehenden Zähne einer Querreihe stimmten mit den bei der MILLONschen Reaktion oben beschriebenen Verhältnissen recht gut überein.

Zu ganz unerwartet hübschen Resultaten führte die Xanthoproteinreaktion. Stücke der Radula von *Helix pomatia*, die, wie oben beschrieben, in etwa 10% Kalilauge ausgekocht worden war, wurden auf einem Objektträger in einige Tropfen etwa 40% Salpetersäure gebracht und über einer kleinen Bunsenflamme erwärmt. Alsbald trat eine zitronengelbe Färbung auf. Es färbten sich auch bei dieser Reaktion genau dieselben Teile der Zähnchen gelb, welche sich auch bei der MILLONschen und Biuretreaktion allein gefärbt hatten, es zeigten also die Basalplatten einen typischen gelben Rahmen; die Zahnspitzen blieben farblos. Erhitzte man nun aber das Präparat noch weiter über der Bunsenflamme, so trat plötzlich eine heftige Reaktion ein; unter stürmischer Gasblasenentwicklung lösten sich die ganzen Zahnspitzen und die Hauptmasse des Zahnes auf und es blieb vom ganzen Zahne überhaupt nur der gelbe Rahmen übrig. Die Rahmen der einzelnen Zähnchen bleiben oft in vielen Reihen in Verbindung, so daß man dann überaus zierliche Bilder erhält (Taf. V, Fig. 10). Durch Zusatz von Ammoniak zu dem ausgewaschenen Präparate kann man die Intensität der Farbe der Rahmen noch etwas erhöhen. Die Farbe geht dann mehr in ein Orangegelb über, wie das ja für die Xanthoproteinreaktion charakteristisch ist. Taf. V, Fig. 10 zeigt uns, daß alle jene Teile, die in Taf. V, Fig. 1 und 9 gefärbt sind, erhalten geblieben sind. Wir erkennen die breiteren Querseiten des Rahmens und die schmäleren Längsseiten. Am vorderen Querband (Taf. V, Fig. 10 oben) ist der Rand etwas dicker als die übrigen Teile, die daher auch etwas heller gelb erscheinen (auch an den MILLONschen Präparaten läßt sich dieses oft beobachten). Gegen die leere Mitte wird dann das vorhandene Querband wieder etwas dicker, ebenfalls in Übereinstimmung mit dem bei der MILLONschen Reaktion oben Beschriebenen. Hier wie an dem hinteren Querband zeigt der Rahmen an der Unterseite eine streifige Struktur. Von der Basalmembran, aus der die Eiweißkörper herausgelöst waren, blieben nur geringe Reste zwischen den Rahmen übrig.

Die Ausführung der Reaktion erfordert einige Sorgfalt. Es muß vor allem die Konzentration der Salpetersäure ausprobiert werden (ich hatte die besten Resultate mit etwa 40%iger), und es darf das Erhitzen nicht zu weit getrieben werden. Ist die Salpetersäure zu stark, oder erhitzt man zu lange, so wird der Eiweißkörper auch zerstört, indem er hierbei die Säure gelb färbt. Auch fand ich bisweilen, daß sich die Zahnspitzen und die Kernmasse der Zähne sehr schwer lösten, was für gewöhnlich nicht der Fall war; man mußte dann so stark erhitzen, daß sich dabei der Eiweißkörper ebenfalls auflöste. In allen den Fällen, in denen der Eiweißkörper auch etwas tiefer gegen die Mitte gelegene Stellen der Basalplatte imprägniert (wie dieses auch ein mit Millons Reagens behandeltes Kontrollpräparat zeigt), werden dann natürlich auch bei der Behandlung mit Salpetersäure nicht so scharf konturierte »Rahmen« im eigentlichen Sinne des Wortes erhalten, sondern ganze Basalplatten mit mehr oder weniger durchlöcherter Mitte, oder es setzen sich an das eine oder andre Querband noch streifig strukturierte dünne Fetzen nach der Mitte an. — Die Xanthoproteinpräparate lassen sich in Glyzerin gut aufbewahren.

Von den übrigen Eiweißreaktionen fiel noch die Schwefelbleireaktion stets positiv aus. Wurde die Radula von *Helix pomatia* oder *Arion empiricorum* in ziemlich konzentrierter Kalilauge bei Gegenwart eines Bleisalzes erhitzt, so färbte sie sich braunschwarz. Da bei der Reaktion die Eiweißstoffe zuerst von der Kalilauge gelöst und gespalten werden, kann der Bleisulfidniederschlag auch nicht an den Stellen lokalisiert bleiben, wo der Eiweißkörper eingelagert war, sondern imprägniert mehr oder weniger die ganze Radula. Der Schwefelgehalt des Eiweißstoffes der Radula scheint ein ziemlich hoher zu sein.

Schließlich wurde mit der Radula von *Helix pomatia* auch noch die Eiweißreaktion nach Molisch und die nach Liebermann ausgeführt, ohne daß aber die für diese Reaktionen charakteristischen Färbungen hätten erkannt werden können.

Zur genaueren Ermittelung der Art des Eiweißkörpers, der die Grundmasse der Zähne und der Basalmembran der Pulmonatenradula imprägniert, können uns noch die Löslichkeitsverhältnisse dienen. Gerade dieses Kapitel muß aber im vorliegenden Falle mit der größten Vorsicht behandelt werden. Wir müssen uns stets vor Augen halten, daß die Radula in komplizierter Weise aus verschieden festen Körpern zusammengefügt ist und dazu noch aus sehr heterogenen Substanzen. In eine Grundmasse — damit ich mich nicht allzu allgemein zu fassen brauche, will ich vorgreifend hier schon anführen, daß sich diese Grundmasse mit Sicherheit als Chitin erwiesen hat — sind die Eiweißkörper eingelagert, und außerdem enthält die Radula noch eine nicht unbeträchtliche Menge anorganischer Salze. So ist dann von vornherein damit zu rechnen, daß die einzelnen Bestandteile die Löslichkeitsverhältnisse der andern beeinflussen werden. Dort, wo der eine Bestandteil quantitativ bedeutend überwiegt, wird auch das Verhalten gegen Lösungsmittel, welches dieser Bestandteil zeigt, dem Ganzen, das ist also dem betreffenden Teil der Radula, aufgeprägt sein. Es wird also z. B. ein Reagens, das zwar die organischen Bestandteile lösen würde, aber gewisse anorganische Bestandteile nicht auflöst, dort, wo diese letzteren beträchtlich überwiegen, auch die organische Grundmasse, welcher sie so reichlich eingelagert sind, nicht oder doch nur wenig angreifen können. Die Teile der Radula, die viele Eiweißstoffe enthalten, werden als Ganzes unlöslich sein in Reagentien, die zwar das Chitin, nicht aber die Eiweißkörper auflösen, wie das z. B. für die Salpetersäure gilt. Die Salpetersäure greift an solchen Stellen auch das Chitin nicht an. Wir werden z. B. sehen, daß auch die Teile der *Helix*-Radula, die sich in Salpetersäure nicht lösten, nicht etwa ausschließlich aus diesem Eiweißkörper bestehen. Die gelben Rahmen sind eben solche Stücke der Zähne, wo sehr viele Eiweißkörper in das Chitin eingelagert sind. — Schließlich muß noch ein Faktor, der die Sache noch komplizierter erscheinen läßt, berücksichtigt werden. Es kann nämlich das Chitin in verschiedenen physikalischen Zuständen von verschiedener struktureller Beschaffenheit und verschiedener Dichte vorkommen, so daß es das Eindringen von Lösungsmitteln der in ihm enthaltenen Eiweißkörper bald zuläßt, bald ausschließt. So haben wir oben schon gesehen — und damit kommen wir nun zu den Dingen, die uns hier im speziellen interessieren —, daß schon ganz schwache, nämlich 1—5%ige Kalilauge den Eiweißkörper aus der Basalmembran vollständig herauslöst, während in den Zähnen die Eiweißstoffe unangegriffen bleiben und erst von 20% Kalilauge vollständig entfernt werden. Die Anwesenheit von zwei Eiweißkörpern, einem leicht löslichen der Basalmembran und einem schwer löslichen der Zähne erscheint recht unwahrscheinlich. Die verschiedene physikalische Beschaffenheit des Chitins als der Grundsubstanz, in die der Eiweißkörper eingelagert wird, seine geringere Dichte und aufgelockerte Struktur in der Basalmembran und seine jedenfalls beträchtlichere Dichte in den Zähnen dürften zur Erklärung der verschiedenen Löslichkeit des Eiweißstoffes in den erwähnten Teilen der Radula ausreichen.

Der Eiweißkörper der Radula ist, wie erwähnt, in Pepsin und Pankreatin unlöslich. Auch gegen Salzsäure ist er sehr widerstandsfähig. Erst etwa 10%ige HCl löst ihn aus der Basalmembran beim Erhitzen heraus, und zur Entfernung des Eiweißkörpers aus den Zähnen braucht man sogar 15—20% Säure, die auch das Chitin stark angreift.

2. Das Chitin als Grundsubstanz der Radula.

Es wurde schon bemerkt, daß für die Ansicht, daß die Grundsubstanz der Radula Chitin sei, meist nur die Löslichkeitsverhältnisse der Radulen als Beleg vorgebracht wurden. Von J. Sollas (1907) wurde diese Ansicht weiterhin noch durch Bestimmung des spezifischen Gewichtes und des Brechungsindexes der mit verdünnter Kalilauge ausgekochten und hierauf noch durch Behandlung mit Flußsäure von den anorganischen Bestandteilen ganz befreiten Radula wahrscheinlich gemacht. Eine für Chitin charakteristische Reaktion hat erst Wester (1909) mit der Radula ausgeführt, und zwar die Chitosan-Jodreaktion; seine kurzen Angaben sind bis jetzt von andrer Seite noch nicht nachgeprüft worden.

Im vorigen Abschnitt haben wir nun gesehen, daß die Radula von *Helix* und *Arion* nach Behandlung mit konzentrierter Kalilauge keine Eiweißreaktionen mehr zeigt, daß also damit die Möglichkeit ausgeschlossen ist, daß die Grundsubstanz der Radula am Ende doch nur ein Eiweißkörper sein könnte. Daß beim Auskochen in Kalilauge nicht vielleicht nur ein anorganisches Skelet übrigbleibt, was ja schließlich für möglich gehalten werden könnte, wenn die Radula etwa sehr viel SiO_2 enthielte, geht schon ohne weiteres aus der Beschaffenheit der ausgekochten Radula hervor und kann zum Überfluß auch durch die Verkohlung beim Erhitzen der Radula im Platinlöffel erwiesen werden.

Somit ließen auch diese Befunde es für wahrscheinlich erscheinen, daß die Grundmasse des Zahnes tatsächlich Chitin sei. Ein sicherer Nachweis des Chitins hat aus dem Grunde seine Schwierigkeiten, weil sich überhaupt nur wenige Reaktionen zum mikrochemischen Nachweis des Chitins allgemein verwenden lassen.

So charakteristische Eigenschaften wie das Drehungsvermögen seiner salzsauren Lösung (— 14,1°), das in + 56° umschlägt, wenn die Salzsäure das Chitin zu salzsaurem Glykosamin hydrolysiert (Irvine, 1909), lassen sich an so kleinen Mengen ebenso schwer nachweisen, wie alle die zahlreichen interessanten Reaktionen, die der Baustein des Chitins, das Glykosamin gibt. (Ich verweise auf die Arbeiten von Breuer 1898, Neuberg und Wolff 1901 und Steudel 1902.) Man muß sich schon zum mikrochemischen Nachweis der durch Hydrolysierung des Chitins in Salz- oder Schwefelsäure entstandenen Glykosamins mit der Reduktionsprobe (Reduktion einer alkalischen Kupfersulfatlösung zu Kupferoxydul) begnügen. — Vom Chitin sind dann weiterhin auch

Farbreaktionen bekannt, so insbesondere die Jodreaktionen. Sehr nachteilig ist aber, daß diese Jodreaktionen, die das Chitin mit einer Jodlösung in Gegenwart eines »assistierenden« Körpers, wie Chlorzink, Chlorammonium, Chlornatrium, Schwefelsäure, Phosphorsäure u. a., gibt, nicht nur bei Chitin verschiedener Herkunft, sondern sogar bei verschiedenen Teilen eines Chitinstückes in so verschiedenen Nuancen (orangegelb, braun, rotbraun, kirschrot, violett) ausfällt, daß Krawkow (1892) annahm, es gebe eine ganze Reihe verschiedener Chitinarten. Nach ihm soll das Chitin als lockere Verbindung mit den Proteinen auftreten. Zwar ist diese Ansicht Krawkows unhaltbar, und die richtige Erklärung jedenfalls die, daß die verschiedenen Nuancen der Farbreaktionen verschiedenen physikalischen Zuständen des Chitins ihre Entstehung verdanken (vorausgesetzt freilich, daß die verschiedenen Jodfärbungen nicht an Chitinpräparaten erhalten wurden, die beim »Reinigen« in zu starker Kalilauge zum Teil schon in Chitosan verwandelt worden sind. Wester 1909); jedenfalls bleibt aber die Tatsache bestehen, daß der Farbton bei der Chitin-Jodreaktion so verschieden ausfällt und sich oft genug von dem Rotbraun der Jodlösung so wenig unterscheidet, daß die Reaktion kaum zur sicheren Identifizierung des Chitins Verwendung finden kann. — Die Jodreaktionen des unveränderten Chitins sind insbesondere von Zander (1897) genauer studiert worden.

Anders verhält es sich nun mit der Jodreaktion, sowie einigen andern Farbreaktionen eines Abbauproduktes des Chitins, des Chitosans. Das Chitosan, dessen Zusammensetzung noch nicht mit Sicherheit ermittelt werden konnte (s. die Arbeiten von Araki 1895, Fürth und Russo 1906 und Löwy 1910), nach letzterem Autor als ein polymeres Monoacetyldiglukosamin aufzufassen ist, entsteht, wenn Chitin mit festem Ätzkali oder 50% KOH in geschlossenem Glasröhrchen auf 160° erhitzt wird. Chitosan färbt sich, nachdem es durch Auswaschen mit Alkohol von dem Kali gereinigt worden ist, mit Jodjodkali und verdünnter Schwefelsäure intensiv rotviolett. (Ich werde im folgenden den Farbenton mit »Kirschrot« bezeichnen.) Bezüglich dieser Chitosan-Jodreaktion sei insbesondere auf v. Wisselingh 1898 und Wester 1909 verwiesen. v. Wisselingh empfiehlt auch zum mikrochemischen Nachweis Erhitzen des Chitinstückchens mit Kalilauge in geschlossenem Glasröhrchen auf 180°, Auswaschen in Alkohol und Färbung mit Jodlösung + verdünnter Schwefelsäure.

Die Chitosan-Jodfärbung nach den Methoden von v. Wisselingh 1898 und Wester 1909 ist nun für einen mikrochemischen Chitinnachweis immerhin noch recht unbequem, zumal auch die an sich schon recht kleinen Objekte in der starken Kalilauge beim starken Erhitzen stets etwas schrumpfen oder sich ganz zusammenrollen. Gerade der Umstand, daß die Objekte wie Radulen, Chitinhäutchen usw., an denen man die Chitosan-Jodreaktion auch im Kleinen ausführen möchte, zarte, dünne Membranen sind, ließ es aussichtsvoll erscheinen, auch auf wesentlich einfacherem Weg die Überführung des Chitins in Chitosan zu versuchen. Ich versuchte es daher mit folgender Methode.

Ein Stück einer in konzentrierter Kalilauge ausgekochten Radula von *Helix pomatia* wurde in einem Tropfen ganz konzentrierter (50%) Kalilauge auf einen Objektträger gebracht und dieser nun über einer Bunsenflamme unter Hin- und Herbewegen so lange erwärmt, bis der Tropfen völlig verdampft war. Es wurde dann noch ein oder mehrere Male (je nach der Größe des Objektes) ein neuer Tropfen 40% Kalilauge auf das Objekt gebracht und nochmals eingedampft. Hierauf wurde die Kalilauge mit 70%igem Alkohol aus dem Objekte ausgewaschen, das Objekt nochmals in einem Uhrgläschen mit Alkohol ausgespült und hierauf in eine Jodjodkalilösung gebracht, worin es so lange drinnen gelassen wurde, bis es sich ganz dunkel gefärbt hatte. Dann wurde es in ein Schälchen mit verdünnter Schwefelsäure überführt. In der Säure differenzierte sich nun die dunkle, fast schwarze Färbung der Radula allmählich zu einem prächtigen Kirschrot. Blieb das Objekt noch länger in der Säure liegen, so löste sich das Jod wieder ganz heraus, so daß die Radula wieder farblos wurde. In Wasser hielt sich die Färbung. Auch durch sehr rasches Überführen durch absoluten Alkohol in Nelkenöl konnte die Färbung erhalten werden. Mit der Zeit löst aber schließlich doch auch das Nelkenöl die Färbung heraus.

Auch die ganz wesentlich vereinfachte Methode hatte somit zum Ziel geführt. Die Radula, die sich ohne diese Behandlung mit Kalilauge in Jod und nachträglichem Überführen in verdünnte Schwefelsäure braun färbte, nahm, wenn man sie, wie oben beschrieben, mit 40% KOH behandelte, die Farbe an, die auch dicke, große Stücke von Chitin, die im zugeschmolzenen Röhrchen mit festem Ätzkali auf 180° erhitzt werden mußten, völlig übereinstimmend zeigten, wenn sie in Jod und verdünnte Schwefelsäure gebracht wurden. — Zur weiteren Kontrolle wurden nun auch noch Chitin anderer Herkunft nach der beschriebenen, vereinfachten Methode auf die Chitosanfarbreaktion geprüft. Von einem getrockneten reinen Chitinpanzer eines

Krebses wurden mit einem Skalpell möglichst dünne Lamellen abgeschabt, zuerst in einem kleinen Reagensglas mit konzentrierter Kalilauge ausgekocht, dann ebenfalls, wie es oben mit der Radula ausgeführt wurde, in einem Tropfen 40% KOH auf einem Objektträger erhitzt, bis der Tropfen eingedampft war, und dasselbe nochmals wiederholt. Schließlich wurden die Chitinstückchen mit Alkohol ausgewaschen, in Jodjodkali gelegt, bis sie sich ganz dunkel gefärbt hatten, und hierauf das Jod in verdünnter Schwefelsäure etwas ausgezogen: Die Objekte nahmen ganz genau dieselbe kirschrote Färbung an, wie die auf dieselbe Weise behandelte Radula von *Helix pomatia.* — Auch die Cuticula von *Aulastomum gulo* und *Hirudo medicinalis*, die nach Angaben Reichhardts (1895) ebenfalls Chitin sein sollte, wurde auf die Chitosanfarbreaktion auf dieselbe Weise geprüft; die dünnen Schleier, welche die abgestreifte Hirudineencuticula darstellt, mußten ja ganz besonders geeignet sein, auch bei der abgekürzten Behandlung mit Kalilauge leicht in Chitosan überzugehen. Das war denn auch der Fall. Sie gaben die für Chitosan typische Farbreaktion, genau dasselbe Kirschrot, wie es auch die bisher angeführten Objekte gezeigt hatten. Ich will an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen, daß ich Reichhardts Angabe, daß die in Schwefelsäure aufgelösten und hydrolysierten Cuticulae der Hirudineen alkalische Kupfersalzlösung reduzieren, bestätigen kann.

Die Jodreaktion des Chitosans fällt, wie wir gesehen haben, stets ganz gleich aus. Mag man was für verschiedene Objekte auch immer nehmen, das durch das Erhitzen mit starker Kalilauge zu Chitosan abgebaute Chitin färbt sich zunächst in der Jodlösung sehr dunkel und wird dann in verdünnter Schwefelsäure (wie übrigens auch in andern verdünnten Säuren) prächtig kirschrot. Gerade mit mikroskopisch kleinen, zarten Chitinmembranen läßt sie sich nach meiner oben beschriebenen einfachen Methode ausführen, während einem bei dickeren, größeren Objekten das Erhitzen mit festem Ätzkali oder 50% Kalilauge in geschlossenem Glasröhrchen nicht erspart bleibt. Die Chitosanjodreaktion ist eine charakteristische Reaktion auf Chitin. Sie ist jedenfalls viel beweisender als die so verschiedenartig ausfallende Jodreaktion des unveränderten Chitins und ist auch ganz besonders bei solchen Chitingebilden, die wie die Radulen der meisten Gastropoden etwa durch schwer zu entfernende Eisenverbindungen bräunlich gefärbt sind, auch den andern Farbreaktionen des Chitosans, die v. Wisselingh (1915) beschrieben hat, vorzuziehen.

Abschließend will ich noch bemerken, daß die Radulen sämtlicher von mir untersuchten Gastropoden sich durchwegs sehr gut zur Ausführung der Chitosanreaktion nach dem vereinfachten Verfahren eigneten, und daß die Reaktion bei allen positiv ausfiel.

Betrachten wir uns nun eine nach der Chitosanreaktion kirschrot gefärbte Pulmonatenradula etwas genauer. Taf. V, Fig. 11 und 12 stellen isolierte Zähne einer solchen von *Arion empiricorum* dar. Wir sehen, daß die ganze Masse des Zahnes rot gefärbt ist, die ganze Basalplatte und der ganze Hakenteil des Zahnes. Je nach der Dicke der Partien erscheint die Färbung heller oder dunkler. Ob der hellere Randsaum der Zahnspitze auch nur deswegen heller erscheint, weil man eben hier durch dünnere Lagen durchblickt, oder ob etwa auch die Einlagerung der anorganischen Salze in die oberflächliche Schicht des Chitins mit beiträgt, den Eindruck einer besonderen Oberflächenlage hervorzurufen, mag dahingestellt bleiben. Wir sehen, daß auch alle die Teile der Basalplatte, die sich mit Eiweißreagentien zu färben pflegten, durchwegs rot gefärbt sind, also ebenfalls Chitin zur Grundmasse haben.

Die Basalmembran der Radula, wie auch die Cuticula, welche das vordere Ende des Dachepithels der Radulascheide bedeckt, mit Höckern (Sperrhaken RÖSSLERS 1895) zwischen die Zähnchen der Radula eingreift und an den Seiten der Radula in die Basalmembran übergeht, zeigten auch stets Kirschrotfärbung bei der Chitosanreaktion, bestehen also auch aus Chitin. Beiden Membranen sind viele Eiweißstoffe eingelagert.

Auch die bloß mit Kalilauge ausgekochte, aber nicht in Chitosan übergeführte Radula wurde nach den üblichen Methoden (insbesondere unter Zufügung von Chlorzink) auf ihr Verhalten zu Jodlösung geprüft. Gesättigte Chlorzinklösung wurde 1 : 1 mit Wasser verdünnt, die Radula hineingelegt und nun einige Tropfen Jod zugesetzt; nach einer Weile wurde die Radula herausgenommen und in Wasser gründlich abgespült (ZANDER 1895). Die ersten Zahnreihen blieben farblos oder schwach gelblich, die 7. bis etwa 36. Reihe färbten sich intensiv violettbraun, von da weiter war die ganze Radula braun gefärbt. Bei Erörterung des Verhaltens der Radula zu Farbstoffen werden wir auf dieses interessante Resultat der Chlorzink-Jodreaktion noch zu sprechen kommen, hier soll nur erwähnt werden, daß ZANDER, dem wir die genauesten vergleichenden Studien über die Jodreaktionen des Chitins verdanken (1895), ebenfalls an vielen Chitingebilden eine solche Doppelfärbung vorfand. Die einzelnen Partien färbten sich »je nach ihrer Entwicklung« braun oder violett.

Um schließlich das Vorhandensein von Chitin in der Radula völlig sicherzustellen, versuchte ich es auch, das Chitin durch Säure zu hydrolysieren und dann das gebildete Glykosamin wenigstens durch sein Vermögen eine alkalische Kupfersalzlösung zu reduzieren, nachzuweisen.

Die Reduktionsproben wurden in der Weise ausgeführt, daß eine Radula, oder von so zarten Radulen wie der der Pulmonaten auch mehrere in einem kleinen Glasröhrchen von 4 cm Länge und $^1/_2$ cm Durchmesser in ein oder zwei Tropfen konzentrierte Schwefelsäure gelegt wurden, worin sie so lange verblieben, bis sie sich in der Kälte aufgelöst hatten. Hierauf wurde die Schwefelsäure durch ein vier- bis fünffaches Volum von destilliertem Wasser verdünnt und nun das Glasröhrchen mit einem Drahtdreieck für 4—5 Stunden auf ein siedendes Wasserbad gesetzt. Ein zu starkes Eindampfen der sauren Lösung muß natürlich durch zeitweiliges Zufügen von etwas Wasser vermieden werden. Die erkaltete Lösung wurde durch Zufügen von konzentrierter Kalilauge neutralisiert. Daß sich hierbei Kristalle von Kaliumsulfat abscheiden, stört die folgende Probe nicht. Schließlich wurde noch ein Überschuß von Kalilauge zugesetzt und die Lösung durch Zufügung von einigen Tropfen einer ganz verdünnten Kupfersulfatlösung schwach blau gefärbt.

Hierauf wurde das Glasröhrchen vorsichtig über einem kleinen Brenner erwärmt. Nach einiger Zeit verschwand die blaue Farbe und es trat ein Farbenumschlag in Gelb ein. Bald darauf schied sich dann bei weiterem gelinden Erwärmen so viel Kupferoxydul ab, daß die Lösung auch schon von weitem betrachtet ganz braunrot aussah. Die Kriställchen des Kupferoxyduls senkten sich allmählich zu Boden. Sie konnten unter dem Mikroskop mit Sicherheit als solche erkannt werden. — Nachdem ich einmal die Methode in allen Einzelheiten richtig ausprobiert hatte, fielen die Reduktionsproben sowohl mit den Radulen selbst, als auch mit etwa gleich großen auf dieselbe Weise behandelten Stücken von Chitin des Krebspanzers stets positiv aus. Es war damit auch noch auf diese Weise der Beweis erbracht, daß die Grundsubstanz der Radula tatsächlich Chitin sein mußte.

3. Die anorganischen Bestandteile der Radula von Helix pomatia.

Wir haben im vorigen Kapitel gesehen, daß die Grundsubstanz aller Teile der Radula das Chitin ist. Wie in allen andern Chitinskeletten, bildet es auch in der Radula nicht den einzigen Bestandteil der Skeletsubstanz, es liegt nicht etwa in chemisch reiner Form vor, sondern es enthält erstens einmal ziemlich viele eingelagerte Eiweißkörper und zweitens oft sogar einen hohen Prozentsatz anorganischer Substanzen. Wir haben in der Einleitung schon erfahren, daß diese von den früheren Autoren schon wiederholt analysiert worden sind, und daß Calcium, Eisen und Phosphorsäure immer wieder vorgefunden wurden. Des weiteren ergab sich noch ein bei verschiedenen Formen und sogar bei derselben Form zu verschiedenen Jahreszeiten variierender Gehalt an wasserhaltiger Kieselerde.

Ich habe davon abgesehen, eine Analyse der Aschenbestandteile von *Helix pomatia*, so wie es die früheren Autoren stets gemacht haben, im großen Maßstab, gleich mit einer großen Anzahl, mit Hunderten von Radulen auszuführen. Ich blieb stets bei der mikrochemischen Methode.

Eine oder zwei Radulen wurden im Platinlöffelchen verascht, die Asche auf einzelne Tropfen eines Lösungsmittels verteilt und die Lösungen zu den verschiedenen Reaktionen verwendet. Die Asche wurde stets so lange geglüht, bis sie blendend weiß war. Dabei verloren die Zähnchen der Radula meistens ihre Gestalt, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, die Asche bestand dann also aus formlosen Krümeln.

Bisweilen aber, nämlich — wie sich später herausstellte — immer dann, wenn noch nicht allzustark geglüht worden war, bestand der Glührückstand aus Gebilden, wie sie Taf. V, Fig. 13 darstellt. Wir erkennen, daß uns zweifellos die Spitzen der Radulazähnchen vorliegen. Sie stellten zum Teil leere Kegelmäntel dar, die ganz farblos waren, also nur aus dem anorganischen Skelet bestanden. In andern Zähnchen hingegen lagen im Innern verkohlte Reste der organischen Bestandteile (Taf. V, Fig. 13 *x*).

Durch diese Befunde war zur Genüge erwiesen, daß die anorganischen Bestandteile in erster Linie in die oberflächlichen Partien der Zahnspitze eingelagert sind, daß also die Zähne tatsächlich eine differente äußere »Schmelzlage« besitzen. Diese scheint sich, wenigstens in derselben Dicke, nicht sehr weit auf die Basalplatte auszudehnen. Von einem ähnlichen Skelet der Basalplatte wie dem eben beschriebenen der Zähnchen konnte wenigstens nichts gesehen werden. (Wie wir später sehen werden, sind aber immerhin auch die Basalplatten der älteren Zähne etwas eisenhaltig.)

Der Glührückstand der *Helix*-Radula erwies sich als 1. löslich in Salzsäure (auch in verdünnter), 2. ebenso leicht löslich in Schwefelsäure, 3. in Wasser auch beim Erhitzen, oder bei längerem Stehen, nicht oder doch nur teilweise löslich.

Beim Eindampfen der Lösung der Asche in verdünnter Salzsäure kristallisierten vom Rande des Tropfens eine Menge kleiner zu Büscheln angeordneter, länglicher Kristalle aus, die Ähnlichkeit mit Gipskriställchen hatten. Sie lösten sich in Wasser beim Erwärmen wieder auf. Aus dem Kontrolltropfen (verd. HCl) kristallisierte nichts aus.

Zu dem in einem Tropfen verdünnter Salzsäure aufgelösten, eingedampften und in Wasser wieder gelösten Veraschungsrückstand wurde etwas Ammoniak und Ammoniumoxalat zugesetzt, es entstand eine deutliche Fällung.

Brachte man etwas Asche in einen Tropfen eines Gemisches von konzentrierter Kalilauge und konzentrierter Kaliumkarbonatlösung, bedeckte mit einem Deckglas und schloß eventuell auch noch mit Paraffin ab, so konnte man nach einer Weile an den Aschenresten eine Menge prächtig ausgebildeter und oft recht charakteristisch aufeinander gelagerter hexagonaler Kristalltafeln, die alle Eigenschaften des von Bütschli (1906) beschriebenen Doppelsalzes von der Zusammensetzung $2(CaCO_3) + 3(K_2CO_3) + 6\,H_2O$ aufwiesen, vorfinden. Die beiden beschriebenen Reaktionen erwiesen somit das Vorhandensein von Calcium.

Wurde die Lösung der Asche in verdünnter Salzsäure mit einem Tropfen von Ammoniummolybdat in Salpetersäure (Reagens auf Phosphorsäure) versetzt, so entstand bei gelindem Erwärmen nach einiger Zeit ein reichlicher Niederschlag von gelber Farbe. Ließ man den Niederschlag eine Zeitlang stehen, so bildeten sich prächtige, große Kristalle des gelben Phosphorammoniummolybdates aus.

Wurde der Lösung der Asche in verdünnter Salzsäure ein Tropfen Bariumchlorid zugesetzt, so entstand ein Niederschlag, der aus lauter feinen Kriställchen bestand, die sich mit solchen von Bariumsulfat als identisch erwiesen. Die Kriställchen lösten sich bei Zusatz von verdünnter Salpetersäure auch beim Erwärmen nicht auf. Ein Zusatz von konzentrierter Salpetersäure ließ einen Niederschlag großer Bariumnitratkristalle entstehen (der sich erst in viel Wasser wieder löste), die Bariumsulfatkriställchen lösten sich aber auch in der konzentrierten Salpetersäure nicht auf.

Die Fällung mit Bariumchlorid trat auch in stark salzsaurer Lösung ein. Nach allem handelte es sich zweifellos um eine Fällung von Schwefelsäure. Die Anwesenheit von Sulfaten in der Radula ist von den früheren Autoren nicht erkannt worden. Ich will nicht unterlassen anzugeben, daß die Kontrollreaktionen mit Bariumchlorid stets negativ blieben, so daß also eine Täuschung infolge unreiner Reagentien ausgeschlossen ist.

Von einer Gasentwicklung beim Eintragen der Asche in verdünnte oder konzentrierte Säuren war nichts zu bemerken. Carbonate sind in der Asche demnach keine enthalten.

Ein Versuch, das Eisen in der Asche der *Helix*-Radula nachweisen zu wollen, hat, wenn man mit so geringen Aschenmengen arbeitet, wenig Zweck. Viel ist davon in der Asche der *Helix*-Radula nicht enthalten. Die schwache Rotfärbung mit Ammoniumrhodanid oder die Blaufärbung mit Ferrocyankalium, welche die salzsaure Lösung der Asche zeigt, könnte nur allzu leicht von Verunreinigungen herrühren. Viel hübscher und einwandfrei läßt sich der Eisennachweis an der bloß mit Kali ausgekochten Radula selbst (also nicht an der Asche) ausführen, wenn man sie direkt in Ferrocyankalium und einen Tropfen Salzsäure bringt. Es ergibt sich hierbei, daß sich alle die Partien der Radula, die einen bräunlichen Farbenton zeigen, mit Ferrocyankalium blau färben. Entsprechend der verschiedenen Intensität der bräunlichen Färbung der Zähne verschiedener Radulen, sowie auch verschiedener Partien derselben Radula, fällt auch die Berlinerblaureaktion nicht immer und überall gleich intensiv aus, oft ist die Blaufärbung recht kräftig. Vor allem zeigen sie die Zahnspitzen, zum Teil aber auch die Basalplatten der Zähne. Die Basalmembran bleibt natürlich ganz farblos. — Auch die braungefärbten Stücke der Radula andrer Gastropoden gaben, wie vorgreifend erwähnt werden soll, die Berlinerblaureaktion.

Das positive Ergebnis meiner Analysen war somit: Ein hoher Prozentsatz von Phosphaten, weniger Sulfat, viel Calcium, weniger Eisen (Eisengehalt variiert), keine Carbonate und kein Siliciumdioxyd.

4. Der Kiefer von Helix.

Der Kiefer (bzw. die Kiefer) der Gastropoden sind, wie das mediane Sagittalschnitte durch das Vorderende einer Schnecke uns am klarsten zeigen, nichts andres als eine besonders verdickte Partie der die ganze Mundhöhle auskleidenden Cuticula, in die, wie aus einer Veraschung hervorgeht, in reichlicher Menge anorganische Substanzen eingelagert sind. Die Masse des Kiefers geht unmittelbar in die analwärts an Dicke immer mehr abnehmende Cuticula der Mundhöhle über. Kocht man den in Zusammenhang mit der ganzen Umgebung der Mundöffnung herauspräparierten Pharynx und die Radulascheide mit Kalilauge aus, so kann man, wenn man ein starkes Ausschütteln in der

Kalilauge oder beim Auswaschen mit Wasser vermeidet, die Cuticularsubstanz aller genannten Organkomplexe im Zusammenhang erhalten: vorn den Kiefer und daran anschließend die Cuticula der Mundhöhle, die gegen den Oesophagus zu immer dünner, stellenweise (wie das auch der Sagittalschnitt lehrt) äußerst dünn wird; sie steht in Verbindung mit der oben schon erwähnten Sperrhakencuticula des Daches der Radulascheide, die Übergangsstelle der beiden Membranen ist die sogenannte Subösophagealfalte. An den Seitenrändern der Radula steht die Sperrhakencuticula im Zusammenhang mit der Basalmembran der Radula und diese wieder geht an ihrem vorderen Ende ebenfalls in die Cuticula der Mundhöhle über.

Schon diese kontinuierlichen Übergänge lassen es als wahrscheinlich erscheinen, daß alle diese Cuticularbildungen zum mindesten aus ein und derselben Grundmasse aufgebaut sind. Dieser könnten dann eventuell an verschiedenen Stellen verschiedene anorganische oder organische Substanzen eingelagert sein. — Als Grundsubstanz der Sperrhakencuticula und der Basalmembran, wie überhaupt auch der ganzen Radula haben wir nun das Chitin kennen gelernt. Es war nun noch der Nachweis zu bringen, daß auch die Cuticula der Mundhöhle und der Kiefer Chitin enthalten. Für erstere hat das auch gar keine Schwierigkeiten. Die, wie erwähnt, in konzentrierter Kalilauge unlösliche Cuticula — man verwendet am besten die dicke unmittelbar an den Kiefer anschließende Partie — nimmt nach der Chitosan-Jodreaktion behandelt eine kirschrote Farbe an. Für den Kiefer aber wird leider diese Jodreaktion, wie überhaupt alle Farbreaktionen (Eiweißreaktionen!), durch seine dunkelbraune Färbung sehr erschwert bzw. unmöglich gemacht.

Die braune Farbe des Kiefers rührt von Eisenverbindungen her. Ein in Salzsäure erhitzter Kiefer zeigt auf Zusatz von Ferrocyankalium sehr intensive Berlinerblaureaktion. In kalten konzentrierten Säuren (HCl oder H_2SO_4) löst sich der Kiefer nur teilweise, die Hauptmasse bleibt ungelöst. Die Entfernung des Eisens ohne völlige Zerstörung der organischen Grundsubstanz gelingt nur durch Reduktion der Ferriverbindung, am besten mittels Hydroxylamin. Aber auch nach tagelanger Einwirkung von salzsaurem Hydroxylamin (auch bei erhöhter Temperatur) ist die Entfernung der braunen Eisenfarbe keine vollständige. Die Aufhellung genügt aber zur Ausführung der Chitosan-Jodreaktion. — Beim Auswaschen des festen Kalis bei der Chitosanprobe mit Alkohol von 95 und dann von 70% erhält man von einer vorher mit dem Reduktionsmittel behandelten Radula von *Helix* oder

Arion einen überaus lockeren Rückstand, der nur allzuleicht beim Auswaschen zerfließt, eine Erscheinung, die man bei sehr zarten Chitosanobjekten ziemlich häufig beobachten kann, und die auch von v. Wisselingh (1898) und Wester (1909) erwähnt wird. Gelingt es in günstigen Fällen den Rückstand in Jodjodkali und verdünnte Schwefelsäure zu bringen, so zeigt er alsbald die typische Kirschrotfärbung. Mit dem Kiefer andrer Gastropoden läßt sich die Reaktion viel leichter ausführen, besonders mit dem von *Natica millepunctata* Lmk. gelang sie mir stets sehr schön.

Es dürfte die Menge des Chitins in der Radula von *Helix* keine allzu große sein, sonst wäre zu erwarten, daß sich aus einem Kiefer eine größere und kompaktere Masse von Chitosan gewinnen ließe. Es muß allerdings auch damit gerechnet werden, daß beim Erwärmen des Kiefers in Hydroxylamin + Salzsäure auch etwas Chitin in Lösung geht, wenn das Eisen teilweise herausgelöst wird.

Es wurde dann weiterhin noch untersucht, ob sich durch Auflösung in Schwefelsäure aus dem Kiefer ein reduzierender Körper gewinnen lasse. Nun löst sich aber, wie schon erwähnt wurde, überhaupt nur sehr wenig vom Kiefer in kalter konzentrierter Säure auf, so daß es eigentlich von vornherein kaum zu erwarten ist, daß die Reduktionsprobe deutlich oder überhaupt positiv ausfallen wird. Die Reduktionsproben blieben auch tatsächlich alle negativ, auch wenn vorher mit Hydroxylamin behandelte und darauf natürlich gründlichst ausgewaschene Kiefer verwendet wurden. Bei letzteren könnte, wie oben erörtert wurde, das Chitin vielleicht schon teilweise bei Entfernung des Eisens sich aufgelöst haben.

Die positiv ausgefallene Chitosan-Jodreaktion dürfte zu dem Nachweis genügen, daß auch in dem Kiefer Chitin enthalten ist, wenn es auch an Menge zurücktritt vor den sehr reichlich eingelagerten Eiweißkörpern und anorganischen Stoffen, zu denen wir uns jetzt wenden wollen.

Die unmittelbar an den Kiefer anschließende dicke Partie der Mundhöhlencuticula zeigt an einem in Pankreatin gereinigten Präparate die Millonsche Reaktion, die Xanthoprotein- und Schwefelbleireaktion, ebenso konnte auch an dünneren weniger gefärbten Randpartien des Kiefers ein positiver Ausfall der erw. Farbreaktionen nachgewiesen werden. Am deutlichsten tritt der hohe Eiweißgehalt des Kiefers zutage, wenn man Sagittalschnitte durch das Vorderende einer Schnecke (Dicke 5 μ) (ohne sie sonst irgendwie zu färben) mit Millons Reagens behandelt. Natürlich färben sich hierbei alle Zellelemente schwach rötlich, nichts wird aber in dem Schnitte so intensiv ziegelrot gefärbt wie der Kiefer und die anschließende Cuticula! Vor der Behandlung mit MILLONS Reagens ist der Kiefer im Schnitt fast farblos. Zu den Schnittserien wurde *Limax agrestis* L. verwendet[1].

Analysen der Asche des Kiefers von *Helix pomatia* ergaben einen hohen Gehalt an Calcium, Eisen, Kohlensäure (starke Gasentwicklung in Säuren!), Phosphorsäure und wenig Schwefelsäure.

B. Die chemische Zusammensetzung der Radula andrer Gastropoden.

Opisthobranchier (*Aplysia* spec.).

Die Radula von *Aplysia* ist unlöslich in konzentrierter Kalilauge. Wird ein Stückchen der Radula auf dem Objektträger wiederholt in einem Tropfen ganz konzentrierter Kalilauge erhitzt, in Alkohol ausgewaschen, in Jodlösung gelegt und nachher mit verdünnter Schwefelsäure ausgewaschen (»Chitosanreaktion«), so färbt es sich intensiv kirschrot.

Durch die braune Farbe der Radula werden Farbreaktionen auf Eiweißkörper unmöglich gemacht oder fallen zweifelhaft aus. — In konzentrierter Salpetersäure löst sich die zarte Basalmembran sofort auf, die Zähnchen der Radula erst beim Erhitzen. Die Berlinerblaureaktion fällt positiv aus.

Prosobranchier.

A. Docoglossa (*Patella vulgata* L.).

Sämtliche Teile der Radula gaben Kirschrotfärbung bei Behandlung nach der Chitosan-Jodreaktion.

Die Reduktionsproben fielen stets positiv aus.

MILLONS Reagens rief an der mit Pankreatin gereinigten Radula eine natürlich nur an den farblosen Marginalzähnen wahrnehmbare, ganz schwache diffuse Rosafärbung hervor, an der Basalmembran war sie etwas deutlicher. An den jüngsten farblosen Zähnen blieb sie ganz aus. In konzentrierter Salpetersäure lösten sich diese jungen, farblosen Zähne ganz auf, in älteren Reihen, in denen schon eine Braunfärbung der Lateralzähne bemerkbar war, lösten sich noch die Marginalzähne, in noch älteren auch diese nicht mehr bzw. erst bei sehr kräftigem Erhitzen.

Ließ man eine Radula eine Weile in etwas Salz- oder Schwefelsäure liegen und erwärmte vielleicht auch etwas und setzte dann Ferrocyankalium zu, so entstand eine intensive Blaufärbung aller Teile, die vorher braun waren. Es färbten sich also an den alten Zahnreihen insbesondere die Basalstücke der Lateralzähne (s. Taf. V, Fig. 14) intensiv blau, während die Zahnspitzen derselben, die fast schwarz oder doch dunkelbraun sind, erst nach längerem Stehen in der Säure ebenfalls ganz blau wurden. Die Marginalzähne blieben farblos. Wir sehen also, daß die Braunfärbung der Radula von *Patella* auch von der Einlagerung von Eisen, d. h. vielleicht Eisenoxyd herrührt, und wir verstehen nun, daß die braungefärbten Teile sich entsprechend der Schwerlöslichkeit des Ferrioxyds in Säuren, insbesondere in der Salpetersäure nur schwer auflösen, während die noch farblosen jüngeren Zahnreihen, die also kein Eisenoxyd und wie wir sahen, auch keine oder doch nur wenig Eiweißstoffe enthalten, mit andern Worten bloß aus Chitin bestehen, von der Salpetersäure leicht zerstört werden. Daß dann auch die farblosen Marginalzähne alter Zahnreihen in Säuren schwerlöslicher werden, kann auf Einlagerung farbloser, unlöslicher, anorganischer Substanzen zurückgeführt werden, und hierbei kommt nur Siliciumdioxyd in Betracht, das nach SOLLAS in der Radula von *Patella* vorkommen soll.

---

[1] Die Eiweißkörper des Kiefers und der Cuticula lösen sich in 10% Kalilauge vollständig auf.

Die Radula ist in konzentrierter Schwefelsäure oder Salpetersäure — auch nach starkem Erhitzen oder längerem Stehen — nur teilweise löslich, insbesondere erweisen sich die dunklen Zahnspitzen als widerstandsfähig. Erhitzt man eine Radula in konzentrierter Schwefelsäure kräftig in einem Reagensglase so findet man nachher am Grunde des Glases alle Zähnchen und noch einen krümligen Rückstand vor.

Von Interesse ist es noch, die Art und Weise der nach vorn (von den jüngeren Zahnreihen nach den älteren fortschreitend) immer reichlicher werdenden Einlagerung des Eisens in die Radula im einzelnen zu verfolgen. Die jüngsten Zähne sind, wie erwähnt, farblos, und die Marginalzähne zeichnen sich außerdem noch dadurch von den älteren aus, daß eine Zwischenfuge zwischen dem Basalstück und dem sich von dem Basalstück nach oben und rückwärts erhebenden Zahnspitzenstück noch nicht zu erkennen ist. Erst in der 16. Zahnreihe wird sie als zarte Trennungslinie sichtbar, die von der Unterseite des Zahnes einzudringen scheint. In etwas älteren Zähnen erfolgt dann gerade in die Fuge eine ausgiebige Einlagerung von Eisen, so daß sie sich nun, wie Taf. V, Fig. 15a zeigt, besonders deutlich abhebt. Auch das Basalstück dieser Zähne ist schon etwas gebräunt. In noch älteren Zähnen beginnt dann auch eine starke Einlagerung von Eisenoxyd in die Oberseite der Zahnspitzen, während die Unterseite (Taf. V, Fig. 15b) noch farblos ist. Die Oberfläche der braunen Stücke hat ein rissiges Aussehen. Taf. V, Fig. 15c zeigt die weitere Entwicklung dieser Verhältnisse: das Basalstück ist dunkler geworden, die Fuge zwischen ihm und dem Spitzenstück schon tiefbraun, ebenso die Oberseite des Spitzenstückes. Die Unterseite desselben ist hellbraun. Bei den ältesten Zähnen wird die Farbe des ganzen Zahnspitzenstückes so dunkel, daß der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite nicht mehr zu sehen ist. Die Einlagerung der heterogenen Bindemasse in die Zahnfuge macht es verständlich, daß bei Behandlung mit Säuren die Zahnspitzen sich sehr leicht von der Basalplatte ablösen.

B. Rhipidoglossa (*Haliotis tuberculata* L.).

Auch die *Haliotis*-Radula färbt sich nach der Chitosan-Jodreaktion behandelt kirschrot.

Die braune Färbung der Zähne rührt von ihrem Eisengehalt her, wie die positiv ausfallende Berlinerblaureaktion beweist. Merkwürdigerweise färben sich nun gerade die Teile der Zähne, die im natürlichen Zustand braun aussehen und sich mit Ferrocyankalium blau färben, mit Millons Reagens beim Erwärmen rotbraun. Diese Rotfärbung erhält man mit Millons Reagens auch nach Auskochen mit konzentrierter Kalilauge. Dieses war der erste Umstand, der meinen Zweifel erweckte, ob die Rotfärbung wirklich von einer Eiweißreaktion herrühre und nicht etwa durch eine Reaktion zwischen dem Merkuronitrat aus Millons Reagens und der Ferriverbindung der Radulazähne bedingt sei. Zwar konnte auch die Wirkung von Salpetersäure auf die Radula als positiv ausgefallene Xanthoproteinreaktion gedeutet werden, es wurden nämlich die hellbraunen Zahnstücke in der Salpetersäure heller, bis gelb, um bei Zusatz von Ammoniak wieder braun zu werden. Denselben Farbenumschlag muß man aber auch von der Ferriverbindung erwarten, sie wird sich in der Salpetersäure mit gelber Farbe (wenigstens teilweise) lösen und durch Ammoniak wieder in braunes Ferrihydroxyd übergeführt werden. Die Biuretreaktion und die Schwefelbleireaktion fielen negativ aus. Dieses, sowie der erwähnte merkwürdige Zusammenhang, daß stets die eisenhaltigen — und zwar nur diese — Teile der Radula sich mit Millons Reagens rot färben, und daß die Rotfärbung sogar nach Behandlung mit ganz konzentrierter Kalilauge auftritt, veranlassen mich anzunehmen, daß diese Rotfärbung mit Millons Reagens tatsächlich nur durch eine Fällung von rotgelbem Quecksilberoxyd hervorgerufen wird.

C. Taenioglossa (*Natica millepunctata* Lmk.).

Die Chitosanreaktion ruft Kirschrotfärbung aller Teile der Radula hervor.

In angesäuertem Ferrocyankalium färben sich die braunen Zähne blau, in Millons Reagens (auch nach Auskochen mit konzentrierter Kalilauge rotbraun, jedenfalls wieder aus demselben Grunde, der im vorigen Abschnitt erörtert wurde. Die Basalmembran der in Pankreatin gesäuberten Radula färbt sich weder mit Millons Reagens, noch nach der Biuretreaktion behandelt. Ebenso bleibt die Schwefelbleireaktion absolut negativ. Die Basalmembran enthält also gar keine Eiweißstoffe.

D. Rhachiglossa (*Buccinum undatum* L.).

Alle Teile der Radula, die Zähne wie die Basalmembran, färben sich nach der Chitosan-Jodreaktion behandelt kirschrot. Reduktionsproben fielen positiv aus.

Die Radula von *Buccinum undatum* zeichnet sich von der aller bisher besprochenen Gastropoden durch einen überaus hohen Gehalt an Eiweißstoffen aus. Diese zeigen ganz dasselbe chemische Verhalten wie die Eiweißkörper der *Helix*-Radula. Sie sind der Basalmembran eingelagert.

Eine in alkalischer Pankreatinlösung von den anhaftenden Zellelementen befreite und in Wasser ausgewaschene Radula gibt sehr intensiv ausfallende Eiweißreaktionen (die Eiweißkörper sind also in Pankreatin unlöslich), und zwar fallen die Millonsche, die Biuret-, die Xanthoprotein- und die Schwefelbleireaktion positiv aus. Die Zähne der Radula zeigen die Schwefelbleireaktion und die Biuretreaktion nicht, wohl aber färben sie sich in Millons Reagens schwach rötlich, aber bei weitem nicht so intensiv wie die Basalmembran. Während 10% Kalilauge die Eiweißkörper aus der Basalmembran herauslöst, so daß also die Basalmembran nach Behandlung mit 10% Kalilauge in Millons Reagens farblos bleibt, kann man die Rotfärbung der Zähnchen in Millons Reagens sogar nach Auskochen der Radula mit 35% Kalilauge erhalten (s. Taf. VI, Fig. 16). Da die (im natürlichen Zustand) braunen Zähne sich in angesäuertem Ferrocyankalium blau färben, wird man auch in diesem Falle annehmen müssen, daß ihre Rotfärbung in Millons Reagens auf einer Ausfällung von Quecksilberoxyd beruht.

Der Eiweißkörper der *Buccinum*-Radula ist in 10% Salzsäure selbst beim Aufkochen unlöslich. Selbst 20% Säure löst ihn nicht vollständig aus der Basalmembran heraus.

Die Basalmembran zeigt eine feine längsstreifige Struktur (s. Taf. VI, Fig. 16).

E. Toxoglossa (*Conus acuminatus* Brug.).

Auch die hohlen Pfeilzähne von *Conus* weichen in ihrem chemischen Verhalten von den Radularsubstanzen der übrigen Gastropoden nicht ab. Auch sie sind mitsamt dem Zahnband unlöslich in konzentrierter Kalilauge, färben sich mit Jod intensiv braun, nach der Chitosan-Jodreaktion behandelt aber kirschrot. Das zarte Zahnband entfärbt sich beim Eintragen in die verdünnte Schwefelsäure (bei letzterer Reaktion) sehr rasch, während der Zahn die kirschrote Färbung noch lange behält. Es konnte aber auch an dem Zahnband die charakteristische Chitosan-Jodfarbe wahrgenommen werden.

Auch die mit Kalilauge isolierten Zähne zeigen mit Millons Reagens behandelt noch blasse Rotfärbung.

Die Entwicklung der Radula.

Literatur:

Abgesehen von gelegentlichen Äußerungen Leberts (1846) und Lovéns (1847) über die Entwicklung der Radula der Mollusken finden wir die erste eingehende Erörterung des Gegenstandes bei Troschel. Troschel spricht in seinem großen Werke über »Das Gebiß der Schnecken« (1856—63) die Ansicht aus, daß die Zähne der Radula »hinten, am Ende der Zungenscheide immer gleich in der gehörigen Größe gebildet würden«. »Die einzelnen Glieder schieben sich dann allmählich nach vorn vor und ersetzen die verschlissenen.« Mit dem fortschreitenden Wachstum des Tieres fallen die neugebildeten Glieder der Radula immer größer aus als die vorhergehenden. Den Zahnbildungsprozeß selbst erörtert Troschel nicht.

1856 untersuchte Kölliker die Bildung der Radula bei *Loligo todarus* genauer. Er beschreibt die »Zungenscheide«, in der die Radula gebildet werden soll, als einen geschlossenen, etwa cylindrischen Schlauch, der eine ventrale Ausstülpung der Mundhöhle darstellt. Von der dorsalen Mittellinie der Zungenscheide (oder richtiger der Radulascheide der späteren Autoren) hängt eine bindegewebige Leiste in das Lumen der Scheide hinein, die Kölliker als Zungenkeim (Matrix) bezeichnet. Sie trägt an ihrer Oberfläche ein Cylinderepithel und dieses obere Epithel der Zungenscheide liegt den Zähnchen der Radula von oben dicht auf, alle Zwischenräume zwischen ihnen ausfüllend. Die Radula selbst ruht auf der ventralen Epithelauskleidung der Radulascheide, das natürlich seitlich mit der dorsalen in Kontinuität steht. Das untere Epithel der Scheide soll nun nach Köllikers Ansicht die Basalplatte der Radula, welche die Zähnchen trägt, ausscheiden, während das Epithel der »Matrix« die Zähne selbst liefert. Die Radula soll nach und nach infolge äußerer mechanischer Faktoren, wie des Druckes der

Muskulatur oder des Widerstandes, den die Nahrung bietet, aus der Scheide vorgezogen werden, worauf sich am Grunde derselben neue Zahnreihen bilden können.

Semper (1858) verwirft Köllikers und Troschels Ansicht über die Bildung der Radula, weil ihm ein Vorrücken der Radula auf dem unteren Epithel der Radulascheide ausgeschlossen zu sein scheint. Er nimmt eine von Zeit zu Zeit erfolgende Häutung der Radula an. Eine Neubildung von Zähnen am hintersten Ende der Reibmembran soll nur durch ein Längenwachstum der Scheide gegeben sein. Die Entstehung der bestimmten Form der Zähne kann Semper durch die angenommene Cuticularausscheidung des basalen Epithels nicht recht erklären. Den zwischen die Zähne hineinragenden Papillen des dorsalen Epithels (der Matrix Köllikers) schreibt Semper keinen Anteil an der Bildung der Radula zu.

Die Ansicht Sempers über die Entstehung der Radula war viele Jahre lang die herrschende. Erst 1876 erschien dann eine neue Arbeit, in der die Frage nach der Entwicklung der Radula von neuem erörtert wurde. Ihrem Autor, Trinchese, gelang zum ersten Male der Nachweis von besonderen Zellen am Grunde der Radulascheide, hinter dem letzten farblosen Zahne der Radula, die sich durch ihre Größe und ihre wohlentwickelten Kerne auszeichnen und zu fünf bis sieben in Querreihen angeordnet sind. Diese Zellen erwiesen sich als die eigentlichen Zahnbildner, die Odontoblasten. Nach Trincheses Befunden sollte sich nun der obere Teil eines jeden Odontoblasten in sehr viele kleine Stäbchen teilen, die anfangs kurz sind, sich aber dann allmählich verlängern, indem sie gegen den Zellkern vorrücken. Diese Stäbchen sind die Zacken des einzigen in einer Querreihe befindlichen, kammförmigen Zahnes der Radula. Der untere Teil der Zelle, der an der Bildung der Zähnchen (dentini = Zahnzacken) nicht teilnimmt, bildet zusammen mit dem korrespondierenden Teil der Nachbarzellen den Körper (Hauptmasse) des Zahnes. Die unter dem Zahn verbliebenen Kerne der Odontoblasten liefern durch Teilung eine Kernschicht (strato di nuclei), die unter den Zähnen eine resistente Cuticula bilden soll. — Diese an *Spurilla Neapolitana* gemachten Beobachtungen Trincheses sind nicht nachgeprüft worden, dürften aber sicher in manchen Punkten zu korrigieren sein, da sie von den gut übereinstimmenden, an den verschiedensten Objekten ausgeführten Untersuchungen späterer Autoren abweichen.

Etwa zu derselben Zeit erschienen in den achtziger Jahren drei Arbeiten von Sharp (1883), Rücker (1883) und Rössler (1885). In ihnen wurden die Vorstellungen, die wir heute von der Bildung der Radula haben, in allen wesentlichen Punkten klargelegt. Insbesondere zeichnen sich die umfangreichen Untersuchungen Rösslers durch Genauigkeit aus.

Die Hauptresultate der Untersuchungen der genannten drei Autoren lassen sich in folgendem zusammenfassen:

1. Die Zähne der Radula, sowie das zu jedem Zahn gehörige Stück der Basalmembran der Radula werden von den sogenannten Odontoblasten, einer besonderen Gruppe von Epithelzellen im Hintergrunde der Radulatasche, gebildet. 2. Bei den Pulmonaten findet man im medianen Längsschnitt durch die Radulatasche meist fünf große Odontoblasten, bei den Opisthobranchiern sind die Verhältnisse ähnlich denen der Pulmonaten; die Prosobranchier (sowie auch die Placophoren, Heteropoden und Cephalopoden) besitzen viele

und schmale Odontoblasten, die zusammen ein halbkugelig gewölbtes Polster bilden. 3. Die Odontoblasten stehen terminal am Ende der Radulascheide oder sind (insbesondere bei den Pulmonaten) etwas ventralwärts nach vorn gerückt. 4. Nach vorn schließt sich an die Odontoblasten das Cylinderepithel an, welches die Basalmembran der Radula trägt. Es ist hinten am höchsten und wird nach vorn immer niedriger. Nach der andern Seite (also je nach der Lage der Odontoblasten nach rückwärts oder auf der dorsalen Seite nach vorn) schließt sich an die Odontoblasten zunächst meist ein Haufen ziemlich regellos angeordneter Zellen an, die nach vorn schließlich in das Dachepithel der Radulascheide übergehen, dessen Zellen den Zähnen der Radula allseitig aufliegen. 5. Die Querreihe der Odontoblasten zerfällt in so viele Abteilungen, als Zähne in einer Querreihe stehen. 6. Die Gestalt der Zähne wird durch die Gestalt der Oberfläche der sie erzeugenden Zellgruppe bedingt. 7. Die Basalmembran nimmt nach vorn an Dicke nicht zu (ein Beweis, daß sie nicht von dem unter ihr gelegenen Epithel gebildet wird, wie Kölliker es annahm!), sondern wird sogar durch Verdichtung dünner. Unter ihr soll eine sogenannte Subradularmembran liegen, die von dem basalen Epithel ausgeschieden wird. 8. Der von den Odontoblasten gebildete Zahn ist noch nicht fertiggestellt, er wird erst vollendet durch die Secretionstätigkeit der Zellen des Dachepithels (Sharp, Rücker, Rössler). Diese Zellen scheiden »ein wasserhelles Secret aus (Rössler), das die Zahnplatte in dünner Schicht überzieht und schließlich zu einer ziemlich resistenten Glasur erstarrt«. Die fertigen Zähne zeigen ein andres optisches Verhalten als die unausgebildeten. Erstere polarisieren das Licht ziemlich stark, während die Zähne in der Nähe der Odontoblasten optisch isotrop sind (Rössler). 9. Das Dachepithel scheidet weiter vorn, in der Nähe des Überganges in die Mundhöhle eine mächtige Cuticularschicht ab, die in Form von Haken zwischen die darunter liegenden Zähne einspringt (»Sperrhaken«, Rössler). 10. Die Vorwärtsbewegung der Radula erfolgt durch das Wachstum der hinteren Teile mit Unterstützung der Muskulatur der vorderen Partien der Radulatasche.

Zwischen Sharp, Rücker und Rössler herrschen Meinungsverschiedenheiten bezüglich der Secretionsdauer der Odontoblasten. Sharp nimmt an, daß die den Zahn bildende Zelle nur je einen Zahn bildet und dann immer wieder durch Teilung der hinten folgenden Zelle ersetzt wird. Nach Abscheidung des Zahnes geht die Zelle (seine Zelle 4) zugrunde. Nach Rücker repräsentieren die Odontoblasten nur Durchgangsstadien dem am blinden Ende der Scheide gelegenen unregelmäßigen Zellhaufen entstammender Zellen. Es übernimmt immer wieder die weiter hinten gelegene Zelle die Funktion der vorhergehenden und geht schließlich in das basale Cylinderepithel über. Rössler hält ein solches Vorrücken der Zellen wegen der großen Formveränderungen, sowie auch der Änderungen in der Beschaffenheit des Protoplasmas, die dabei erfolgen müßten, für sehr unwahrscheinlich. Er nimmt an, daß dieselben Odontoblasten sämtliche Zähne ein und derselben Längsreihe erzeugen. Die Resultate Sharps, Rückers und Rösslers wurden von späteren Autoren vielfach bestätigt.

Die erste Untersuchung über die Entstehung der Radula in frühen Embryonalstadien hat Bloch (1895) geliefert. Die uns hier interessierenden Hauptergebnisse der Blochschen Arbeit sind folgende:

1. Die erste Anlage des Radularapparates besteht in einer ziemlich dicken chitinösen Lamelle (Basalplatte), die vom gesamten basalen Epithel abgeschieden

wird. Die Bildung der Zähnchen erfolgt erst später. Der primären Basalplatte lagern sich hinten in der länger werdenden Radulatasche neue Chitinteile an. Sie werden durch neue Zellen abgesondert, während die ursprünglichen Matrixzellen durch allmähliche Erschöpfung in die niedrigen Zellen des basalen Epithels übergehen. — Die ins Innere der Radulascheide hängenden follikelartigen Zellgruppen der dorsalen Taschenwand werden schon lange vor dem Auftreten der Zähnchen gebildet und sollen schon auf die embryonale Basalplatte eine besondere Schicht auftragen. Vor dem Auftreten der Zähnchen sehen diese Zellen unregelmäßig aus. Später treten sie mit den Zähnchen in Berührung, aber nur einseitig.

Die Zähnchen bilden sich bei *Paludina* von Anfang an in Kontakt mit der Basalplatte (Rössler nahm eine zunächst gesonderte und erst nachher verschmelzende Ausscheidung beider Stücke an). Im übrigen ist die Weiterentwicklung so, wie Rössler den Vorgang beschreibt. Bloch nimmt an, daß die Chitinsecretion der die Basalmembran ausscheidenden Zellen eine reichlichere ist als die der Zahnbildner, und daß durch dieses ungleiche Wachstum die Zähnchen periodisch von ihrer Unterlage abgehoben werden müssen. Er nimmt weiterhin an, daß die Odontoblasten in ununterbrochener Secretion begriffen sind und mehrere Zähnchen produzieren. Erst mit der Zeit sollen die absondernden Zellen auch hier ersetzt werden.

Eine spätere Untersuchung über die Embryonalentwicklung der Radula bei Cephalopoden, die Rottmann (1901) machte, bestätigte Blochmanns Angabe, daß die Bildung der Radula mit der Ausscheidung einer (bei Cephalopoden nur ganz dünnen) cuticularen Platte durch die gesamten Zellen des basalen Epithels beginnt und ihre Weiterentwicklung so vor sich geht, daß beständig hinten durch die Odontoblasten immer weitere Zähne abgeschieden werden. — Die Bildung eines jeden Zahnes beginnt mit der Abscheidung einer feinen von der Basis des davorstehenden Zahnes ausgehenden Lamelle, die den Zahnrücken bildet. Die weitere Secretion der Odontoblasten liefert sodann den eigentlichen Zahnkörper sowie die Basalplatte des Zahnes. Letztere hebt sich bei den Cephalopoden durch ihre dunkle Färbung deutlich von deren Zahnkörper ab und zeigt auch eine ausgesprochene Schichtung. Eine Vollendung des Zahnes durch eine secretorische Tätigkeit des oberen Eipthels hält Rottmann für ausgeschlossen, da er niemals eine Spur einer Secretion konstatieren kann. Auch durch Färbung kann er nichts von einer »Kappe, Glasur oder etwas Ähnlichem« entdecken. Die jüngsten Zähne scheinen sich durch nichts von den älteren zu unterscheiden.

Die Differenzierung des oberen Epithels zu den zwischen die Zähne sich einschiebenden Zapfen beginnt erst mit dem Auftreten der Zähne (contra Bloch!).

Rottmann hält einen Ersatz der Odontoblasten (mit Rücker und Bloch) für notwendig. Rösslers Ansicht, daß sämtliche Zähne einer Längsreihe von derselben Odontoblastengruppe geliefert würden, hält er für unwahrscheinlich, »weil eine derartige Arbeitsleistung an die Leistungsfähigkeit der betreffenden Zellen zu hohe Anforderungen stellt«. — Rottmanns Versuch, aus den S. 252 angeführten Verhältnissen seiner Fig. 7 einen Ersatz der Odontoblasten als denknotwendig darzustellen, muß zurückgewiesen werden. Gerade aus einem genauen Vergleich seiner Abbildungen von verschiedenen Stadien der Zahnentwicklung geht hervor, daß die Abscheidung der Basalplatte des Zahnes von Zellen bewerkstelligt wird, die schon im Stadium seiner Fig. 6 an Ort und Stelle sind, und keineswegs von weiter rückwärts gelegenen. — Blochs oben zitierte Ansicht über das periodische Abheben der Zähne infolge ungleichen Wachstums weist Rottmann aus dem Grunde zurück, weil bei *Paludina* die Zähne an der Spitze bedeutend dicker sind als an der Basis. Die übrigen gegen Bloch vorgebrachten Argumente (Rottmann, S. 253), auf die ich den Leser nur verweisen will, scheinen mir weniger überzeugend zu sein.

Irgendwelche entscheidende Beweise für ein Vorrücken der Odontoblasten kann Rottmann auch nicht liefern.

Von den cuticularen Bildungen am vorderen Ende des Dachepithels (Sperrhaken), die frühere Autoren beschrieben hatten, fand Rottmann bei seinen Objekten nichts vor.

Die von Rottmann begonnenen Studien »Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken« wurden von Schnabel weitergeführt (1903). Die von Rottmann an der Cephalopodenradula beschriebenen Verhältnisse wurden von Schnabel im wesentlichen auch bei den Gastropoden wiedergefunden.

So konnte Schnabel auch bei Pulmonaten und *Paludina* nichts von einer Secretionstätigkeit des Dachepithels erkennen, — um Punkte hervorzuheben, die uns im folgenden besonders interessieren werden.

Weiterhin vertritt Schnabel ebenfalls die Ansicht, daß ein Ersatz der Odontoblasten notwendig sei.

Die von ihm beschriebenen, von dem für Pulmonaten und Prosobranchier typischen Verlauf der Radulabildung abweichenden Verhältnisse der Radulaentwicklung der Pteropoden *Spongiobranchaea australis* und *Pneumonoderma mediterraneum* sind geeignet, etwas Licht in die Frage nach einem Odontoblastenersatz zu bringen. Bei den genannten Formen stellt das Epithel nicht eine einheitliche Zellschicht mit vollständig glatter Oberfläche dar, wie dieses bei den Pulmonaten der Fall ist, sondern es zerfällt in lauter einzelne Polster (je einem unter einem gewölbten Zahn), so daß seine Oberfläche einen wellenförmigen Eindruck hervorruft. Ein Vorgleiten der Radula über diese wellige Oberfläche erscheint ausgeschlossen, so daß man also in diesem Falle eher annehmen müßte, daß das unter jedem Zahne liegende Zellenpolster zugleich mit diesem vorrückt, und zwar stets auf einmal das ganze Polster, so daß also die Odontoblasten nur zu einer einmaligen Secretion gelangen würden. Die einzelnen Polster des basalen Epithels erscheinen alsdann als lauter ausgenutzte Odontoblastenpolster. Diesbezüglich ist die Größe der Kerne der Odontoblasten beachtenswert: in dem Stadium, in dem der jüngste Zahn dem Odontoblastenpolster noch aufliegt, haben sämtliche Odontoblastenkerne fast die gleiche Größe (sie sind wesentlich größer als die Kerne des basalen Epithels), in dem späteren Stadium hingegen, in dem der jüngste Zahn bereits fertig ausgebildet und von dem Polster abgehoben wird, sind die vier ersten Odontoblastenkerne wesentlich kleiner geworden, ihre Größe ist ungefähr ein Mittel zwischen der der Kerne des basalen Epithels und des letzten (nicht kleiner gewordenen) Odontoblastenkernes. Es erscheint also hierdurch die Annahme einer allmählichen Erschöpfung der Odontoblasten und ihres Überganges in die niederen basalen Epithelzellen einigermaßen wahrscheinlicher. Ähnliche Übergangszellen finden sich nach Schnabel auch zwischen der Odontoblastengruppe und dem dahinter gelegenen umfangreichen Zellkomplex.

Ein Vorrücken der Odontoblasten der übrigen Mollusken läßt sich, wie wir gesehen haben, nicht in ähnlicher Weise wahrscheinlich machen. Schnabel nimmt hier einen allmählichen zellenweise erfolgenden Ersatz der Odontoblasten an.

Im Anschluß an eine chemische Untersuchung der Radula erörtert J. SOLLAS (1907) auch die Fragen über die Entwicklung der Radula. Gegenüber den Behauptungen ROTTMANNS und SCHNABELS stellt sie ausdrücklich fest, daß die älteren Zähne von den jüngsten sowohl in ihrem Gehalt an anorganischen Bestandteilen, als auch in ihrem Verhalten zu Farben differieren, so daß man also, so wie es die älteren Autoren alle getan haben, eine Vollendung des Zahnes durch eine Secretionstätigkeit der Zellen des Dachepithels annehmen muß. Es dürfte sich aber hierbei nicht um eine Apposition einer äußeren Glasur, sondern um eine Intussusception der anorganischen Bestandteile in den Zahn handeln.

Die Entwicklung der Radula von Helix pomatia.

Allmähliche Ausbildung des definitiven Zustandes der Zähnchen.

In diesem Kapitel möchte ich alle die Veränderungen beschreiben, welche die Zähnchen der Radula von *Helix pomatia*, nachdem sie sich einmal als Secretionsprodukt von Zellgruppen am Grunde der Radulascheide, von den sogenannten Odontoblasten, abgehoben haben, im Laufe der Entwicklung der Radula durchmachen. Es handelt sich teils um Veränderungen der physikalischen Eigenschaften der Grundmasse der Zähne und der Basalmembran, des Chitins, teils um chemische Veränderungen, insoweit nämlich, als die verschiedenen chemischen Substanzen, die wir in die chitinöse Grundmasse eingelagert in den ausgebildeten Zähnen der *Helix*-Radula noch vorgefunden haben, erst nach und nach in die Grundsubstanz eingelagert werden. — Der Vorgang der Einlagerung der Eiweißstoffe in die Radula wird unserm Verständnis dadurch näher gerückt, daß wir imstande sind, eine solche Imprägnierung der mit Kalilauge ausgekochten Radula mit verschiedenen Stoffen auch im Experiment auszuführen. Als willkommene Ergänzung dieses Kapitels hat sich insbesondere auch das Studium der Imbibition der Radula mit Farbstoffen erwiesen.

Wir wollen uns zunächst fragen, ob sich irgendwelche strukturelle oder morphologische Verschiedenheiten zwischen den jüngsten und älteren Zähnen der Radula von *Helix* wahrnehmen lassen. Dieses ist in der Tat der Fall. Die allerersten Zähne sind vollkommen unstrukturiert, homogen; von der oben beschriebenen wabig-streifigen Struktur der Basalplatten läßt sich noch gar nichts erkennen. Diese wird erst in der 5. oder 6. Zahnreihe undeutlich sichtbar und tritt dann ziemlich unvermittelt in der 7. Reihe scharf ausgeprägt in Erscheinung und erhält sich von da ab unverändert bis in die ältesten Reihen. Die Oberfläche der jüngsten Zähne zeigt noch nicht die den älteren Zähnen zukommenden scharf ausgebildeten Skulpturverhältnisse, wie z. B. die scharfen Kanten zwischen vorgewölbten (konvexen) und vertieften Partien der Zahnoberfläche. Andre morphologische Unterschiede lassen sich zwischen den jüngeren und älteren Zähnen nicht konstatieren, wohl aber zeigt sich noch ein allerdings wenig auffälliger Unterschied in der Farbe der Zähne. Die jüngsten Zähne sind vollkommen farblos in älteren Reihen, und zwar von der 7.—10. angefangen (die Zahlenverhältnisse variieren in verschiedenen Radulen um eine bis drei Reihen) tritt dann eine schwache Braunfärbung der Zahnspitzen und der inneren Partie der Basalplatte ein und wird in weiter vorn gelegenen Reihen der Radula noch etwas deutlicher, um schließlich merkwürdigerweise von den letzten dreißiger Reihen meistens wieder undeutlicher zu werden. Es sind also an diesen Radulen die Zahnreihen von der 38. angefangen wieder fast farblos. Man kann auch schon mit der Lupe an einer mit konzentrierter Kalilauge ausgekochten Radula dieses bräunliche Querband, das eben von den Zähnchen der 7.—38. Zahnreihe gebildet wird, erkennen. Oft hat die ganze *Helix*-Radula mit Ausnahme der jüngsten sechs Reihen eine ziemlich intensive Braunfärbung, dann zeichnen sich die 7.—38. Zahnreihe nicht durch noch intensivere Färbung aus.

Wie schon angegeben wurde, rührt die Braunfärbung der älteren Zähne der Radula von einem Gehalt an Ferriverbindungen her. Während wir an der Radula von *Patella vulgata* die allmähliche Einlagerung derselben schon an der natürlichen Färbung der Radula gut erkennen konnten, empfiehlt es sich, an der *Helix*-Radula die Einlagerung der Eisenverbindung an Berlinerblaupräparaten zu studieren, da die blaue Farbe deutlicher ist.

In angesäuertem Ferrocyankalium färbt sich die *Helix*-Radula erst von der 7.—10. Zahnreihe an blau. Und zwar werden in den jüngeren Zahnreihen die Zahnspitzen und die mittleren Teile der Basalplatten blau. Die Blaufärbung hört auch bei Radulen mit deutlichem braunem Querband, als welches sich, wie oben bemerkt, die 7. bis etwa 38. Zahnreihe bei schwächerer Vergrößerung darbietet, bei der 38. Zahnreihe nicht auf, sondern wird im Gegenteil, je weiter wir nach dem Vorderende der Radula fortschreiten, immer intensiver; sie dehnt sich auch auf die Randteile der Basalplatten aus, wird hier sogar am intensivsten, während die Zahnspitzen älterer Zähne im Berlinerblaupräparat häufig ganz farblos bleiben.

Ob die braune Farbe des »Querbandes« ausschließlich von Eisenverbindungen herrührt, erscheint aus dem Grunde zweifelhaft, weil sich diese Teile der Radula, wie wir sahen, nicht durch intensivere Blaufärbung im Berlinerblaupräparat auszeichnen. Würde das braune Band nur dem Eisengehalt seiner Zahnreihen seine Färbung verdanken, so müßte man annehmen, daß dann in noch älteren Zahnreihen (von der 38. ab) die braunen Eisenverbindungen durch stärkere Einlagerung farbloser anorganischer Bestandteile verdeckt oder gar wieder verdrängt (?) werden. — Es sei hier darauf hingewiesen, daß die braungefärbten Teile der Zähne des »Querbandes« Eiweißreaktion zeigen (s. später). Die braune Farbe ist erst durch sehr starke Kalilauge zerstörbar.

Die Einlagerung der übrigen anorganischen Bestandteile, die wir noch in der *Helix*-Radula vorgefunden haben, läßt sich leider auf keine Weise durch irgendeine Farbreaktion oder auf sonst einem Wege kenntlich machen.

Rössler (1885) gibt an, daß die fertigen Zähne der Radula das Licht ziemlich stark polarisieren, während die jüngsten isotrop sind. Diese Befunde konnte ich durch Betrachtung der Radula im Polarisationsmikroskope nicht bestätigen, alle Partien der Radula sind isotrop.

Die Einlagerung der Eiweißkörper.

Wir haben oben gesehen, was für charakteristische Bilder die Zähne der mit den verschiedenen Reagentien auf Eiweiß behandelten Radulen in den älteren Partien darbieten; die Frage nach der allmählichen Ausbildung dieses definitiven Zustandes soll uns jetzt beschäftigen.

Eine mit Pankreatin gereinigte und nachher mit Millons Reagens behandelte Radula zeigt uns, daß die ersten sechs (die Zahl kann um eine bis drei Reihen variieren) Reihen gar kein Eiweiß enthalten, sie bleiben ebenso wie das unter ihnen gelegene Stück der Basalmembran im Millonschen Reagens vollständig farblos. Die Imprägnierung des Chitins mit Eiweißkörpern erfolgt also nicht gleich an den frisch gebildeten Zähnen, sondern erst an älteren. Die Zähne der auf die siebente folgenden Reihen zeigen eine schwach rötlichgelbe Färbung des centralen Teiles der Basalplatte und eine noch blassere gelbliche Färbung der Zahnspitzen. Wie ein Vergleich mit einer mit Biuretreagens oder nach der Schwefelbleireaktion behandelten Radula lehrt, rührt diese schwache Färbung wirklich von Eiweißstoffen und nicht bloß vom Eisengehalte her. — Diese Färbung der Zähnchen wird an den erwähnten Stellen im Millonschen Präparat in älteren Zahnreihen noch etwas intensiver. — Erst Ende der zwanziger Reihen beginnt die erste schwache Andeutung des uns von früher wohlbekannten roten »Rahmens« der Basalplatte aufzutreten. Er wird, wenn wir nach vorn weitergehen, immer ausgeprägter, und schließlich kommen wir in eine Zone der Radula, in der die Rotfärbung ihr Maximum erreicht, in der sie merkwürdigerweise sogar etwas stärker ist als noch weiter vorn. Dieses Färbungsmaximum oder — was dem gleichbedeutend —, diese Zone der stärksten Imprägnierung der Zähne mit dem Eiweißkörper beginnt am Ende der dreißiger Reihen und erstreckt sich bis in die fünfziger Reihen. In den mittleren Partien der Radula reicht es weiter nach hinten als in den randlichen, und ist hier auch deutlicher erkennbar. In dieser Zone sind zunächst die peripheren Teile der Basalplatten noch intensiver rot gefärbt, außerdem aber zeigen sogar die Zahnspitzen einen rötlichgelben Farbenton. Nach etwa 15 Reihen wird die Färbung wieder etwas blasser, und vor allem bleiben die Zahnspitzen ganz farblos, wir kommen in die Zone der Radula, in der nun die Zähne bis in die ältesten Zahnreihen überall so beschaffen sind, wie ich sie oben als »fertige« Zähne beschrieben habe. Es muß also diesem zufolge, nachdem die Zähne die Zone stärkster Imprägnierung mit den Eiweißkörpern passiert haben, — es ist dieses dort, wo sich die Radulascheide in die Mundhöhle zu öffnen beginnt, — wieder eine wenn auch unbedeutende Verringerung des Gehaltes an Eiweißstoffen stattgefunden haben.

Die Einlagerung des Eiweißes in die Basalmembran beginnt erst ziemlich spät. Sie wird erst in den sechziger Zahnreihen intensiv.

Die Imprägnierung der Radula mit Jod.

Ich brauche hier nur schon an früherer Stelle Gesagtes nochmals anzuführen. Bei der Chlorzink-Jodfärbung nehmen die ersten sechs Zahnreihen der mit konzentrierter KOH ausgekochten Radula überhaupt kein Jod auf oder färben sich nur schwach gelblich. Die 7. bis etwa 35. Zahnreihe färbt sich intensiv violettbraun, und zwar zeigen in den auf die siebente zunächst folgenden Reihen die ganzen Zähne die Violettfärbung, während dann in älteren Reihen die Einlagerung des Jods immer mehr auf die Basalplatten beschränkt bleibt. Etwa von der 36. Reihe an färben sich die Zähne hellbraun.

Die Imprägnierung der Radula mit Farben.

Um die Imprägnierung der Radula mit den Eiweißkörpern direkt mit der Speicherung von Farben durch die Radula vergleichen zu können, mußten vor der Ausführung der Färbungen die Eiweißkörper durch Auskochen mit konzentrierter Kalilauge entfernt werden, da ja sonst damit hätte gerechnet werden müssen, daß die Färbbarkeit nicht unwesentlich von der Anwesenheit der Eiweißkörper bedingt wird.

A. Färbung der Radula mit sauren Farbstoffen.

Die sauren, nichtcolloidalen Farbstoffe zeigen im allgemeinen ein gleiches Verhalten. Die Färbung mit Pikrinsäure, mit Orange oder mit Eosin ergab übereinstimmend eine sehr schwache Färbbarkeit der 1.—7. Zahnreihe der Radula für die sauren Farben. Die Intensität der Färbung nimmt allmählich zu bis zur 7. Reihe. Von dieser angefangen färben sich die Zähne ganz und recht intensiv bis in die vierziger Reihen. Von hier ab bis zum Vorderende der Radula bleibt die Färbung auf die Basalplatten beschränkt, besonders die faserig strukturierten centralen Teile der Basalplatten färben sich sehr intensiv, während die peripheren Teile derselben nicht oder nur kaum gefärbt werden.

Von den genannten sauren Farbstoffen weicht Kongorot in seinem Verhalten zur Radula etwas ab, eine intensive Färbung der Radula mit diesem Farbstoff tritt überhaupt nur in einem ganz beschränkten Abschnitt, nämlich von der 7. bis Ende der dreißiger oder Anfang der vierziger Reihen ein. Soweit man nachweisen kann, daß die Färbung nicht auf bloßer oberflächlicher Adsorption des Farbstoffes, sondern auf wirklicher, vollständiger Durchdringung und Imprägnierung der Zähne durch den Farbstoff beruht — und hiervon kann man sich tatsächlich leicht überzeugen, wenn man die Zähne der genannten Reihen zerdrückt, da es sich hierbei herausstellt, daß sie wirklich durch und durch gefärbt sind —, hat es den Anschein, als ob das colloidale Kongorot eben wegen seiner colloidalen Natur, d. h. wegen der bedeutenderen Größe der Farbteilchen in der wässerigen Lösung in gewisse Partien der Radula, wo gewöhnlich molekular gelöste saure Farbstoffe noch eindringen, nicht mehr eindringen kann, während es sich im übrigen ebenso wie die andern (gewöhnlichen) sauren Farbstoffe verhält.

Was nun noch genauere Einzelheiten der Kongorotfärbung betrifft, muß ich vor allem auf die interessante Übereinstimmung mit der Violettfärbung der Radula mit Chlorzink-Jod aufmerksam machen. Es färben sich nämlich auch mit Kongorot die ersten sechs Reihen nur sehr schwach rötlich, und wie es mir außerdem vorkam, aber nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte, wenigstens die allerjüngsten Zähne überhaupt nur durch oberflächliche Adsorption des Farbstoffes. Die

Färbung der letzten Reihen der ersten Zone (1.—7. Reihe) wird dann etwas intensiver, um schließlich ziemlich unvermittelt meist in der 7. Reihe überaus intensiv zu werden. In den ersten zwei Dritteln des obenerwähnten Färbungsmaximums nimmt überall der ganze Zahnkörper den Farbstoff auf. Dann beginnt sich allmählich die Färbung immer mehr auf die Basalplatte zu beschränken, und an dieser besonders die centralen faserig-strukturierten Teile zu bevorzugen, während die Peripherie der Basalplatten nicht gefärbt wird. Schließlich wird sie Ende der dreißiger oder Anfang der vierziger Reihen plötzlich überaus schwach. Wir kommen hier in die Zone, in der das saure Farbcolloid nicht mehr oder nur noch sehr schwer eindringt, und in der die Ablagerung von Jod mit violetter Farbe, die mit genau derselben (nämlich der 7.) Zahnreihe, wie die Kongorotfärbung einsetzt und in allen Einzelheiten mit dieser übereinstimmt, nun ebenfalls ausbleibt und eine viel schwächere Braunfärbung (von der Farbe der Jodtinktur !) an ihre Stelle tritt. Von einer sehr naheliegenden Erklärung dieser merkwürdigen Übereinstimmung zwischen der Ablagerung des Jodes in der Gegenwart von Chlorzink und der Färbung mit dem sauren Farbcolloid sehe ich hier ab, da ich mich an andrer Stelle über die charakteristischen Jodreaktionen des Chitins und der übrigen Kohlehydrate noch zu äußern gedenke.

B. Die Färbung der Radula mit basischen Farbstoffen.

Bevor ich mit der Beschreibung der Färbungen der Radula mit basischen Farbstoffen beginne, will ich den Leser auf zwei Dinge aufmerksam machen, die sich ihm, auch ohne daß überall im besonderen darauf verwiesen wird, durch Heranziehen des bisher Gesagten ohne weiteres ergeben werden. Erstens kann nämlich nicht verkannt werden, daß allgemein die Teile der Radula, die saure Farbstoffe stark speichern, sich mit basischen Farben am wenigsten färben und umgekehrt. Es läßt sich aber nicht behaupten, daß solche Partien der Radula, die sich mit sauren Farbstoffen tingieren, nun durchwegs von basischen Farben nicht gefärbt werden oder umgekehrt. Zweitens ergibt sich dann ohne weiteres eine große Übereinstimmung zwischen der Imprägnierung der Radula mit basischen Farbstoffen einerseits und mit Eiweißkörpern anderseits.

In Bismarckbraun färben sich die ersten sechs Zahnreihen schwach. Die 7. bis etwa 27. Reihe bleiben nahezu farblos oder zeigen bloß eine schwache Bräunung der Zahnspitzen und der centralen Teile der Basalplatte. Ende der zwanziger Reihen (meist 27.—29. Reihe, in den mittleren Partien der Radula früher als in den randlichen) beginnt dann eine zunächst blasse, aber schon nach wenigen Reihen sehr deutlich hervortretende Färbung des Randes der Basalplatte, während die faserigen Partien der Basalplatten und die Zahnspitzen nur schwach gefärbt bleiben; es kommt also ein typischer farbiger Rahmen an den Basalplatten zur Ausbildung der gerade bei der Bismarckbraunfärbung überaus an die uns wohlbekannten Bilder aus den mit Millons Reagens behandelten Präparaten erinnert. In völliger Übereinstimmung mit der Einlagerung des Eiweißstoffes finden wir dann weiterhin auch bei der mit Bismarckbraun gefärbten Radula eine Zone stärkster Färbung vor. Sie beginnt Ende der dreißiger oder Anfang der vierziger Reihen. Die »Rahmen« zeigen hier eine noch intensivere Färbung und außerdem nehmen auch die Zahnspitzen viel Farbe auf, wenig gefärbt bleiben die faserig strukturierten Teile an den Basalplatten. Nach den 10—15 Reihen des Färbungsmaximums beginnt wieder ein allmähliches Verblassen der Färbung, und schließlich zeigen dann von der 60. Zahnreihe an alle Zähne der Radula eine schwach braune, ziemlich gleichmäßige Färbung aller Teile. Die Basalmembran ist in dieser Zone ebenfalls gefärbt.

Chrysoidin färbt die Radula in derselben Weise wie Bismarckbraun. Die ersten sieben Reihen färben sich nur wenig, ebenso bleibt die Zone, die gerade in das Färbungsmaximum für saure Farbstoffe fällt (7. bis etwa 29. Reihe), am schwächsten von der ganzen Radula gefärbt. Von hier beginnt dann eine immer stärker hervortretende Färbung der peripheren Teile der Basalplatten, also von Stellen, die in saueren Farbstoffen gerade ungefärbt bleiben. Von Beginn der vierziger Reihen bis etwa zum sechzigsten Färbungsmaximum, in dem auch die Zahnspitzen intensiv gefärbt sind. Von der 60. Reihe an gleichmäßige, schwächere Färbung.

Die colloidalen basischen Farbstoffe stimmen in den wesentlichsten Punkten mit den gewöhnlichen basischen Farbstoffen in ihrem Verhalten bei der Färbung der Radula überein. Sie unterscheiden sich von diesen nur dadurch, daß sie gewisse Partien der Radula, die sich mit gewöhnlichen (nicht colloidalen) Farben schwach tingieren, ganz farblos lassen. — Die ersten sechs Zahnreihen färben sich meist schwach (wohl nur durch oberflächliche Adsorption der Farbe). Die 7. Reihe bis Ende der zwanziger Reihen blieben in beiden colloidalen Farbstoffen, die ich verwendete, nämlich sowohl in Viktoriablau, als auch in Nachtblau ganz farblos. Dann beginnen sich immer schärfer hervortretende blaue Rahmen auszubilden; in den vierziger und fünfziger

Reihen liegt das Färbungsmaximum. Es färben sich in dieser Zone bisweilen auch die Zahnspitzen, wenn auch nicht stark. Um die 60. Reihe wird die Färbung wieder schwächer, die Spitzen der Zähne und die Centren der Basalplatten bleiben hier farblos. (Die gewöhnlichen basischen Farbstoffe färben auch die Zahnspitzen in dieser Zone schwach.) Die Basalmembran zeigt hier auch blaue Färbung.

Nachdem wir gesehen haben, daß sich das Vermögen der Radulazähne, Eiweißkörper, Farbstoffe und Jod in sich aufzuspeichern während der Entwicklung der Zähne in gesetzmäßiger Weise ändert, müssen wir uns nun die Frage stellen, ob sich für diese gesetzmäßigen Änderungen der Zähne auch eine plausible Erklärung finden läßt.

Man muß zur Erklärung des sich ändernden Speicherungsvermögens der Zähne zwei Faktoren in Erwägung ziehen, erstens physikalische und zweitens chemische Änderungen der Baustoffe der Radula. Die chemische Zusammensetzung der Radula ist uns bekannt, wir können mit Sicherheit sagen, daß von chemischen Änderungen höchstens ein sich allmählich etwas ändernder Gehalt der Zähne an anorganischen Bestandteilen die Ursache der uns hier interessierenden Eigenschaften der Zähne sein könnte. Daß die anorganischen Bestandteile schon allein durch ihre Anwesenheit das verschiedene Speicherungsvermögen der Zähne bedingen könnten, etwa dadurch, daß sie selbst (Kalksalze!) imstande sind, Farben usw. stark zu adsorbieren, kommt für unsre Frage vielleicht weniger in Betracht als die Möglichkeit, daß sie gewisse physikalische Eigenschaften des Chitins und mit ihnen eben auch deren Speicherungsvermögen in bestimmter Weise beeinflussen könnten. Sichere Vorstellungen kann man zwar heute über diesen Gegenstand noch nicht äußern, wir müssen aber in dieser Frage unsere Aufmerksamkeit sogleich auf recht gut bekannte Erscheinungen richten, wenn wir bedenken, daß man das Chitin kaum als etwas andres als ein Colloid auffassen kann, und die meisten Zustandsänderungen colloidaler Körper gerade durch Salze hervorgerufen werden können. Solche Erwägungen wird man meiner Ansicht nach gerade in der Frage nach den Ursachen der verschiedenen Färbbarkeit von Chitingebilden nicht außer acht lassen dürfen.

In diesem Zusammenhang möchte ich einige früher schon erwähnte Tatsachen nochmals hervorheben. Faßt man das Chitin als ein Colloid auf, so ist es bemerkenswert, daß colloidale Farbstoffe in es eindringen. Colloide durchdringen einander für gewöhnlich nicht, oder nur sehr schwer und langsam. Läßt man z. B. gerade die von mir verwendeten

Farbcolloide wie Kongorot, Viktoriablau oder Nachtblau in wässeriger Lösung in einem zur Hälfte mit erstarrter Gelatine erfüllten Reagensglase stehen, so werden sie zwar an der Oberfläche der Gelatine überaus stark adsorbiert, dringen aber auch nach Tagen nicht oder kaum in die Gelatine ein. Bestimmte Partien der Radula aber färben sich schon in wenigen Minuten recht intensiv mit den genannten Farbstoffen, und wir können feststellen, daß abgesehen von der schwachen Färbung der jüngsten Reihen die Farbe die Zähne wirklich durchdringt. Wir müssen daher annehmen, daß sich das Chitin dieser Zähne in einem besonderen Zustand befindet.

Von den uns bekannten Zustandsänderungen colloidaler Stoffe käme für das Chitin in erster Linie eine Gerinnung in Betracht. Daß älteres, d. h. nicht eben frisch secerniertes Chitin ein geronnenes Colloid sein könnte, scheint mir gar nicht unwahrscheinlich zu sein, und ein solcher physikalischer Zustand des Chitins würde uns auch gewisse strukturelle Differenzierungen desselben verständlich machen. Es könnten dann alle die wabigen und netzigen Strukturen, die Chitingebilde fast allgemein zeigen (Bütschli 1894 und 1898, Sukatschoff 1899, Kapzow 1909 u. a.), ihre Entstehung einem Gerinnungsprozeß verdanken, also »Gerinnungsstrukturen« sein.

Wie wir gesehen haben, treten die wabigen Strukturen der Zähnchen der *Helix*-Radula erst von der siebenten Zahnreihe deutlich auf. In dieser selben Reihe beginnt aber auch die intensive Färbung mit Kongorot. Da nun auch hier die wabige Struktur durch einen Gerinnungsprozeß entstanden sein könnte, müssen wir uns fragen, inwieweit ein solcher die Färbbarkeit des Chitins mit colloidalen Stoffen verursachen könnte.

Nach Bütschlis wohlbegründeter Auffassung (1898) besteht der Gerinnungsprozeß in einer Art Entmischung der ursprünglichen hochkonzentrierten Lösung des gerinnenden Stoffes in zwei Phasen (Lösungen), eine (*a*), die viel des Gerinnungsmittels und des Lösungsmittels, das sie der Lösung entzieht, sowie wenig des gerinnenden Körpers enthält, und eine zweite (*b*), die aus der Hauptmenge des gerinnenden Körpers und weniger seines Lösungsmittels sowie sehr wenig des Gerinnungsmittels besteht. Die Lösung *a* scheidet sich in Form kleiner Tröpfchen in *b* aus, so daß die Phase *b* zu einem durch fortgesetzte Entziehung des Lösungsmittels durch das gerinnende Reagens allmählich ganz erstarrenden und hart werdenden, feinen bis gröberen Schaumgerüst wird.

In den Wänden dieses Schaumgerüstes könnten nun, insbesondere bei einer weit fortschreitenden Erstarrung, durch Einreißen eine Anzahl feinster oder auch gröberer Poren entstehen, die dann den Farbcolloiden das Eindringen in das Chitingebilde ermöglichen würden. Die Porenweite brauchte ja nur ganz minimal zu sein, um die Partikelchen eines colloidal aufgelösten Stoffes durchtreten lassen zu können.

Experimentelle Untersuchungen über die Durchdringung eines geronnenen Colloids durch eine gewöhnliche colloidale Lösung liegen keine vor, und meine eigenen Versuche, die ich über die Färbbarkeit geronnener Substanzen durch colloidale Farbstoffe angestellt habe, sind noch nicht zu einem definitiven Abschluß gekommen. Einzelne Versuchsresultate haben mir aber den Beweis für die Richtigkeit meiner Anschauung bereits erbracht. So durchdringt z. B. eine alkoholische Lösung von Viktoriablau einen 10%igen Gelatinewürfel, der durch tagelanges Stehen in absolutem Alkohol durch und durch geronnen und hart geworden ist, vollständig[1].

Die bei einer Gerinnung eintretende allmähliche Verdichtung der Phase *b* würde beim Chitin, wenn es wirklich ebenfalls ein geronnener Körper ist, auch die stärkere Färbbarkeit älterer Partien gegenüber der schwächeren frisch ausgeschiedenen Stücke, bei der Radula wohl das allmähliche Intensiverwerden der Färbung der sieben ersten Reihen mit sauren Farbstoffen verständlich machen.

Einer besonders starken Verdichtung der Zähne wurde es schon zugeschrieben, daß die Spitzen der ältesten Zahnreihen der Radula (etwa von der 60. ab) wie alte Chitingebilde überhaupt für Farben wieder schwerer durchdringbar werden. Zu einer solchen weiteren Verdichtung des Chitins könnte vielleicht auch die Anwesenheit gewisser Salze mit beitragen. Ich möchte darauf hinweisen, daß gerade ein Zusatz von Calciumsalzen einerseits und von Sulfaten sowie auch Phosphaten anderseits in Gallerten colloidaler Körper stets eine besonders starke Verfestigung herbeiführt.

Was schließlich die Änderungen der Färbbarkeit der Zähne in den übrigen Abschnitten der Radula, wie vor allem auch das Zustandekommen der so auffälligen Färbungsmaxima für saure wie für basische Stoffe betrifft, vermag ich zwar noch keine genügende Erklärung zu geben, muß aber auf folgende interessante Zusammenhänge hinweisen.

Etwa bis zur 30. Zahnreihe liegen die Zähne (bei *Helix*) dem Dachepithel der Radulascheide (s. den histologischen Teil) fest an. Von hier ab beginnt sich das Secret der Dachepithelzellen allmählich zu den »Sperrhaken« umzuformen (s. später) und etwa von der 40. Reihe, bei der das Färbungsmaximum für basische Farben beginnt, und das der sauren zu verblassen beginnt, bis in die sechziger Reihen liegen die Zähne unter der chitinösen Sperrhakencuticula. Die Zone der schwächsten Färbbarkeit beginnt am Ausgang der Radulascheide in die Mundhöhle.

---

[1] Die Überführung in den absoluten Alkohol muß ganz allmählich erfolgen.

Die Histologie der Radulascheide.

Wir haben gesehen, daß die neueren Autoren, welche die Entwicklung der Radula studiert haben, alle zu der Ansicht kamen, daß die Zähne einer Längsreihe nicht alle von ein und demselben Odontoblasten geliefert würden, wie das Rössler (1885) angenommen hatte, sondern daß die Odontoblasten immer aufs neue von der am Grunde der Radulascheide stehenden »indifferenten« Zellgruppe aus ersetzt würden. Für die eine wie für die andre Ansicht konnten nur Wahrscheinlichkeitsgründe vorgebracht werden.

Zur Klärung dieser Streitfrage will ich auf folgenden Umstand hinweisen. Man findet, wenn man nur danach sucht, nicht allzu selten an den Radulen der verschiedensten Gastropoden etwas anormal gestaltete Zähne. Es können z. B. die Zahnspitzen einen seitlichen Höcker tragen, oder sie sind in zwei etwas divergierende Äste gespalten. Solche Anomalien sind nun stets in gleicher Weise an sämtlichen Zähnen einer Längsreihe zu sehen! Daß sich bei einer steten Neubildung der Odontoblasten ihr Polster immer wieder so regeneriert hätte, daß sie genau an derselben Stelle, wie jedes vorhergehende und jedes nachfolgende Odontoblastenpolster den Zahn in anormaler Weise ausbilden könnten, erscheint aber als völlig ausgeschlossen.

Die Odontoblasten (*odbl* Taf. VI, Fig. 17) der Pulmonaten zeichnen sich durch schwache Färbbarkeit ihres Plasmas sowohl mit sauren, als auch mit basischen Farbstoffen aus. Ihre Zellkerne sind kugelrund, mit einem deutlichen Nucleolus, und von etwas anderer Färbung als die Kerne der Nebenzellen. Das Plasma der Odontoblasten ist gröber wabig. Diese Einzelheiten können wir an Fig. 17, Taf. VI sehen, die einen Sagittalschnitt durch den Grund der Radulascheide von *Limax agrestis* L. (junges Tier) zeigt, der mit Delafieldschem Hämatoxylin und Kongorot gefärbt wurde. Ich verwandte zur Färbung der Schnitte mit Vorliebe Hämatoxylin-Kongorot, da Kongorot auch die jüngsten Zähne und die Basalmembran noch genügend intensiv färbte (wohl nur durch oberflächliche Adsorption!) und auch sonst zur Färbung von Epithelien vorzüglich geeignet ist. Die Odontoblasten machten mir immer den Eindruck, als ob sie sich nur durch einen höheren Wassergehalt und dadurch hervorgerufenen höheren Turgor von den Zellen ihrer Umgebung unterscheiden würden. Ihre vorgewölbten Oberflächen, ihr helles Plasma, ihr praller, abgekugelter Kern würden diese Vorstellung recht gut zulassen. Man könnte auch erwägen, ob das spezifische Aussehen der Odontoblasten nicht durch (wenig färbbare) Stoffe, die in ihnen reichlich gespeichert und dann zur Chitinbildung verwendet würden, herrühren könnte. Als solche Bausteine des Chitins kämen aber nur Kohlehydrate, und zwar weniger Polyosen, die sich wohl irgendwie in Tropfen oder Körnchen ausscheiden würden, als Monosen oder Biosen in Betracht.

Eine wohl kaum anders als durch Spaltung von Eiweißstoffen verursachte Entstehung solcher Kohlehydrate kann als Vorbereitung der Chitinbildung mit gutem Rechte angenommen werden. Sie müßte nun aber ihrerseits, da Mono- wie Disaccharide im allgemeinen Zellmembranen nur schwer durchdringen können, eine Erhöhung des Wassergehaltes im Innern der Zelle zur Folge haben.

Es ist fraglich, ob sich wohl solche Baustoffe des Chitins erst in größere Menge in der Zelle ansammeln oder gleich verbraucht werden. Durch eine mikrochemische Reaktion, etwa eine Reduktionsprobe, läßt sich die Frage leider nicht entscheiden, da schon ganz schwache Kalilauge (die man zu letzterer verwenden müßte) die Zellelemente des Schnittes sofort zerstört. — Wurden Schnittpräparate durch die Radulascheide mit Millons Reagens behandelt, so färbten sich alle Zellen gleichmäßig schwach rötlichgelb. Auch die Odontoblasten zeigten kein spezifisches Verhalten.

Das besondere Aussehen der Odontoblasten oder wenigstens ihre abweichende Färbung könnte schließlich noch auf der Gegenwart eines besonderen Eiweißkörpers, als der Muttersubstanz der Kohlehydrate beruhen. Ich möchte das aber für die Odontoblasten der Pulmonaten weniger annehmen als für die der Opisthobranchier und Cephalopoden, die im Gegensatz zu den erstgenannten gerade stärkere Färbbarkeit zeigen als die Zellen der Umgebung.

Sollas (1907) hat zum ersten Male die Ansicht ausgesprochen, daß die Zellen des Dachepithels der Radulascheide die anorganischen Bestandteile der Radula liefern. In welcher Weise man sich eine solche Abscheidung dieser Stoffe durch das Dachepithel vorstellen soll, führt sie nicht näher aus. Die älteren Autoren sprechen von einem »wasserhellen Secret« der Zellen des Dachepithels.

Diese Zellen, welche die anorganischen Substanzen der Radula liefern, sollten nun nach der Ansicht der meisten Autoren von demselben hinteren Zellkomplex am Grunde der Radulascheide immer wieder ergänzt werden, der nach der andern Seite immer neue Odontoblasten liefern sollte. Die Ansicht erscheint nicht gerade als wahrscheinlich, ja selbst wenn wir einen solchen steten Ersatz der beiden so verschiedenen Zellarten von hinten aus in Abrede stellen wollten, wäre das Nebeneinanderbestehen von so heterogenen Zellelementen in der Radulascheide eine einigermaßen merkwürdige Erscheinung. Es müssen nun aber die bisherigen diesbezüglichen Ansichten in einigen Punkten eine Korrektion erfahren.

Ich muß zunächst hervorheben, daß die Zellen am Grunde der Radulascheide (Taf. VI, Fig. 17 *z*) keineswegs einen indifferenten, primitiven Charakter haben; sie scheiden, wenn auch nicht sehr reichlich, ein fädig gerinnendes Secret ab. Die sie nach innen gegen das Lumen abschließende Zellmembran ist noch deutlich und scharf vom ausgeschiedenen Secret zu unterscheiden. Das Plasma der Zellen ist über dem Kern etwas längsstreifig, am Grunde wabig-körnig. Je weiter wir nun gegen das Dachepithel der Radulascheide vorgehen, einen um so dickflüssigeren Eindruck macht das von den Zellen ausgeschiedene Secret. Es hängen von den Zellen dicke Strähnen herunter, die gegen den ersten eben vollendeten Zahn hinziehen. Noch weiter nach vorn pappen die Secretmassen mehrerer Zellen immer mehr zusammen und legen sich immer inniger den Zähnen auf. Die Grenzen zwischen Secret und Zelleib werden immer undeutlicher. Das Plasma der Zellen färbt sich etwas dunkler als das ausgeschiedene Secret. Die Zellen des Dachepithels rücken immer näher an die Zähne heran, so daß schließlich etwa vom 7. Zahne an nicht mehr deutlich erkannt werden kann, ob zwischen Zahn und Zellen noch eine Secretschicht liegt (Taf. VI, Fig. 17). Nur dort, wo ein Zahn beim Schneiden herausgerissen worden ist, erscheinen die Zellen nach der genau die Form des Zahnes zeigenden Lücke wie von einer weniger gefärbten Substanz überzogen. An den Zellen von den Odontoblasten angefangen bis zum Dachepithel, das die anorganischen Bestandteile der Radula liefert, sind alle Übergänge zu finden.

Gegen das vordere Ende der Radulascheide beginnen sich dann die Zellen des Dachepithels wieder von den Zähnen immer mehr abzuheben. Hier läßt sich nun wieder erkennen, daß die Zellen ein fadiges Secret abscheiden, und dieses Secret geht nun kontinuierlich über in die Sperrhakencuticula des vorderen Endes des Dachepithels.

Daß das Secret oder die Secrete des Dachepithels organischer Natur sind, scheint mir keinem Zweifel unterliegen zu können. Genaueres läßt sich über ihre chemische Natur einstweilen nicht mit Sicherheit angeben. Insbesondere der eben beschriebene allmähliche Übergang in die Chitinmasse der Sperrhakencuticula veranlaßt uns aber, nach einer näheren Beziehung des Secretes zu Chitin zu suchen. Daß Chitin selbst in Form eines solchen fädigen und wohl zähflüssigen Secretes abgeschieden werden kann, ist nicht bekannt. Wenn man bedenkt, daß gerade die Zähne (die der 7. bis etwa 38. Reihe), die im innigsten Kontakt mit den Secretzellen des Dachepithels stehen und dazu gerade an den von diesen Zellen bedeckten Teilen Eiweißreaktionen zeigen, so muß man in erster Linie an ein Glykoproteid, also ein Mucin oder eher Mucoid denken, das diese Zellen ausscheiden würden.

Der Eiweißkörper, der am reichlichsten erst von Beginn der vierziger oder Ende der dreißiger Reihen in die Basalplatten eingelagert wird, ist, wie gleich erörtert werden soll, jedenfalls andern Ursprungs.

Was nun die Abscheidung der anorganischen Bestandteile der Radula betrifft, erfolgt sie also, wie aus dem bisher Gesagten schon hervorgeht, jedenfalls nicht in der Art eines geformten Secretes rein anorganischer Natur, das, wie die älteren Autoren annahmen, wie eine Glasur der chitinösen Grundsubstanz der Zähne aufgekittet wird. Offenbar enthalten die Zellen des Dachepithels verhältnismäßig viel Salze in ihrem Zelleib, und diese Salze treten dann bei dem langandauernden Kontakt der Zellen mit den Zähnen auch in diese über, scheiden sich in der chitinösen Grundsubstanz der Zähne ab und reichern sich mit der Zeit an. Ob aber die Vermehrung des Gehaltes an Salzen bereits aufhört, wenn die Zähne in das Gebiet der Sperrhakencuticula eintreten und mit keinen Zellen mehr in Berührung stehen, erscheint nicht sehr wahrscheinlich, für Eisensalze gilt es jedenfalls nicht, denn die Berlinerblaureaktion wird an noch älteren Zähnen immer intensiver.

Es bleibt mir nun nur noch übrig, noch einiges über die Einlagerung des Eiweißkörpers in die Basalplatten der Zähne zu sagen. Sie beginnt erst in der 27. Zahnreihe und wird in der Zone der Sperrhakencuticula am intensivsten. Die Eiweißstoffe stammen nicht von dem basalen Epithel der Radulascheide, von dem aus sie ja durch die Basalmembran in die Basalplatten gelangt sein könnten. Das geht daraus hervor, daß sie schon in solchen jungen Zahnreihen vorhanden sind, unter denen die Basalmembran noch gar kein Eiweiß enthält. Von dem Dach der Radulascheide können sie auch nicht recht herrühren, denn sie imprägnieren ja gerade solche Partien der Zähne am intensivsten, die stets unbedeckt bleiben. Es scheint somit, daß es sich um einen Eiweißkörper handelt, der das Lumen der Radulascheide erfüllt und der von den zwischen den Zähnchen vorhandenen, in der Mittelpartie der Radula nur kleinen, am Rande aber recht weiten Lücken in die peripheren Teile der Basalplatte der Zähnchen sowie in die älteren Partien der Basalmembran der Radula eindringt.

Damit glaube ich alle Momente, die man bei dem heutigen Stande der Biochemie und Histologie zur Erklärung der Entstehung des wunderbaren Gebildes, der Radula der Gastropoden, verwenden kann, in Betracht gezogen zu haben.

Am Schlusse meiner Arbeit angelangt, kann ich es nicht unterlassen, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. O. Bütschli und Herrn Prof. C. Herbst für das Interesse, das sie meinen Untersuchungen entgegenbrachten, und ihre guten Ratschläge meinen besten Dank auszusprechen.

Heidelberg, am 16. September 1916.

Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

Die Grundsubstanz aller Teile der Radula der untersuchten Gastropoden und aller Cuticularbildungen, die mit der Radula zusammenhängen, ist das Chitin.

In die chitinöse Grundsubstanz der Radula sind — bei verschiedenen Formen in verschiedener Menge — Eiweißkörper und anorganische Stoffe eingelagert. In der Pulmonatenradula und besonders in der Radula von *Helix pomatia* L. ist die Verteilung der Eiweißstoffe im Zahnkörper in älteren Zahnreihen eine sehr charakteristische. Auch die Basalmembran der *Helix*-Radula enthält ziemlich viel Eiweiß.

Ganz besonders reich an Eiweiß ist die Radula von *Buccinum undatum* L. Die Radulen gewisser Formen aber enthalten gar kein Eiweiß.

Die anorganischen Substanzen sind besonders in die Zahnspitzen eingelagert. Die Asche der *Helix*-Radula enthält: Calcium, Eisen, Phosphorsäure und Schwefelsäure.

Die braungefärbten Teile der Radulen aller Gastropoden enthalten Eisen.

Auch die Kieferbildungen der Gastropoden enthalten Chitin. In den Kiefer von *Helix pomatia* sind sehr viele Eiweißstoffe und anorganische Substanzen eingelagert. Die Asche des *Helix*-Kiefers enthält: Calcium, Eisen, Kohlensäure, Phosphorsäure und Schwefelsäure.

Die jüngsten Zähne der *Helix*-Radula bestehen aus ganz homogenem, nicht strukturiertem reinen Chitin. Erst etwa in der 7. Zahnreihe treten die wabigen Strukturen der Basalplatten auf. In derselben Reihe beginnt auch die Einlagerung von Eisen (und wohl auch der übrigen Salze). Sie wird in den älteren Zahnreihen immer intensiver. Von der 7. Zahnreihe ab bis in die dreißiger Reihen, das ist in die Zahnreihen, die von den secernierenden Zellen des Dachepithels der Radulascheide bedeckt sind, lagert sich gerade in die von diesen Zellen umhüllten Zahnstücke ein Eiweißkörper (wohl ein Mucoid) ab.

Die starke Einlagerung von Eiweiß in die Basalplatten der Zähne in der für ältere Zähne so typischen Verteilung tritt erst von der 27. Zahnreihe allmählich auf. Die Einlagerung des Eiweißkörpers der Basalplatten, der aus dem Lumen der Radulascheide stammen dürfte, erfolgt in derselben Weise wie die Imprägnierung der Radula mit basischen Farbstoffen, insbesondere mit den colloidalen. Auch die basischen Farbstoffe lassen die typischen »Rahmen« der Basalplatten etwa von der 27. Zahnreihe an hervortreten.

Das Färbungsmaximum für diese Farbstoffe liegt in den vierziger und fünfziger Reihen.

Das Färbungsmaximum für saure Farbstoffe liegt gerade in dem Abschnitt der Radula, der von den basischen Farben am allerwenigsten tingiert wird (7. bis vierziger Reihen).

Chlorzinkjod färbt gerade die Zähne (bzw. Zahnteile) violett, die sich auch mit sauren Farbcolloiden tingieren.

Die Zähne einer Längsreihe werden von demselben Odontoblastenpolster gebildet.

Auch die Zellen des am blinden Ende der Radulascheide gelegenen Zellkomplexes scheiden ein Secret ab. Zwischen diesem Secret und dem der Dachepithelzellen finden sich kontinuierliche Übergänge, ebenso zwischen dem Secret dieser Zellen und den Cuticularbildungen in der Sperrhakenzone.

Die anorganischen Bestandteile der Zähne stammen zum Teil wohl aus den Zellen des Dachepithels der Radulascheide, zum Teil dürften sie aber auch andrer Herkunft sein.

Literaturverzeichnis[1].

Abderhalden, E., Biochemisches Handlexicon. Bd. II und IV. 1911.

Araki, F., Über das Chitosan. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XX. 1895.

Biedermann, W., Geformte Secrete. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. IV. 1903.

Bloch, J., Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXX. 1896.

Brach, H., Untersuchungen über den chemischen Aufbau des Chitins. Biochem. Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1912.

Breuer, R., Über das freie Chitosamin. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 1898.

Bütschli, O., Einiges über das Chitin. Reicherts und Du Bois-Reymonds Arch. 1874.

— Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen und die Strukturen der Chitinmembranen. Verh. Nat. Ges. Heidelberg. Bd. V. 1894.

— Untersuchungen über Strukturen. Engelmann, Leipzig. 1898.

Fischer, E. und H. Leuchs, Synthese des Serins, der l. Glykosaminsäure und andrer Oxyaminosäuren. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 35. Jg. 1902.

— Synthese des Glukosamins. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 36. Jg. 1903.

Fränkel, S. und A. Kelly, Beiträge zur Konstitution des Chitins. Sitzungsber. d. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. CX. Abt. IIb. 1901.

Fürth, O. v. und M. Russo, Über kristallinische Chitosanverbindungen aus Sepienschulpen. Beiträge z. chem. Physiol. u. Path. Bd. VIII. 1906.

Hancock, A. und D. Embleton, On the anatomy of Eolis. The annals and magazine of natural history. XV. 1845.

Hoppe-Seyler, F., Über Chitin und Cellulose. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 27. Jg. 1894.

Irvine, J. C., A Polarimetric Method of Identifying Chitin. Journal of Chem. Soc. 95, I. 1909.

Kapzov, S., Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

Koehler, H., Mikrochemische Untersuchung der Schneckenzungen. Zeitschr. f. ges. Naturwiss. Bd. VIII. 1856.

Kölliker, A., Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza, 1856. VII. Über sekundäre Zellmembranen, Cuticularbildungen usw. Verh. d. physikal.-mediz. Ges. Würzburg. VIII. 1858.

Kotake, Y. und Y. Sera, Über eine neue Glukosaminverbindung. Zugleich ein Beitrag zur Konstitutionsfrage des Chitins. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. LXXXVIII. 1913.

Krawkow, N. P., Über verschiedenartige Chitine. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXIX. 1893.

Lebert, H., Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gastropoden. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin. 1846.

---

[1] In dem Verzeichnis sind auch die wichtigsten Arbeiten über das Chitin zusammengestellt.

LEDDERHOSE, G., Über salzsaures Glykosamin. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 9. Jg. 1876.

— Über Chitin und seine Spaltungsprodukte. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. II. 1878.

— Über Glykosamin. Ebenda. Bd. IV. 1880.

LEUCKART, R., Über das Vorkommen und die Verbreitung des Chitins bei wirbellosen Tieren. Arch. f. Naturgesch. v. WIEGMANN. 18. Jg. Bd. I. 1852.

LÖWY, E., Über kristallinisches Chitosansulfat. Biochem. Zeitschr. Bd. XXIII. 1910.

NEUBERG, C. und H. WOLFF, Über den Nachweis von Chitosamin. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. Bd. XXXIV. 1901.

OFFER, TH. R., Über Chitin. Biochem. Zeitschr. Bd. VII. 1908.

OPPENHEIMER, C., Handbuch der Biochemie. Bd. I. 1909.

REICHARD, A., Über Cuticular- und Gerüstsubstanzen bei wirbellosen Tieren. Inaug.-Dissert. Heidelberg. 1902.

ROTTMANN, G., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.

RÜCKER, A., Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. d. Oberhessischen Ges. f. Natur- und Heilkunde. 1883.

SEMPER, C., Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858.

SCHNABEL, H., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden. Ebenda. Bd. LXXIV. 1903.

SHARP, B., Beiträge zur Anatomie von Ancylus fluviatilis. Inaug.-Dissert. Würzburg. 1883.

SOLLAS, J. (Arbeit konnte leider nicht beschafft werden). Proc. Dublin Soc. N. S. Vol. IV. 1885.

— The Molluskan Radula: its Chemical Composition, and some Points in its Development. Quart. Journal of Micr. Science. LI. 1907.

STEUDEL, H., Eine neue Methode zum Nachweis von Glykosamin und ihre Anwendung auf die Spaltungsprodukte der Mucine. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. XXXIV. 1902.

SUKATSCHOFF, B., Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 1899.

SUNDWIK, E., Zur Konstitution des Chitins. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. V. 1881.

TRINCHESE, S., Anatomia e Fisiologia della Spurilla Neapolitana. Bologna 1876.

TROSCHEL, F. H., Das Gebiß der Schnecken. 1856—1863.

WESTER, D. H., Studien über das Chitin. Inaug.-Dissert. Bern. 1909.

WIEGMANN, F., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Reibeplatte und des Kiefers bei den Landschnecken. Jahrb. d. Deutsch. Malakozool. Ges. 3. Jg. 1876.

WISSELINGH, C. VAN, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXI. 1898.

Wisselingh, C. van. Über die Anwendung der in der organischen Chemie gebräuchlichen Reaktionen bei der phytomikrochemischen Untersuchung. Folia microbiologica. 3. Jg. 1915.

Zander, E., Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnis der Jodreaktion des Chitins. Arch. f. Physiol. Bd. LXVI. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1. Ältere Zähne der mittleren Partie der Radula von *Helix pomatia.* Vorderende oben. Rechts in natürlichem Zustand. Man beachte die Struktur der Basalplatte. Links mit Millons Reagens behandelt. Roter Rahmen!

Fig. 2—5. Zähne derselben Querreihe, immer weiter nach dem seitlichen Rande der Radula zu gelegen. Millons Reagens.

Fig. 6 und 7. Zähne aus der mittleren Partie einer mit Millons Reagens behandelten Radula von *Helix pomatia,* von der Seite betrachtet. *Baspl,* Basalplatte.

Fig. 8. Zahn aus dem mittleren Teil der Radula von *Arion empiricorum.* Mit Millons Reagens behandelt.

Fig. 9. Zahn aus dem mittleren Teil einer nach der Biuretreaktion behandelten Radula von *Helix pomatia.*

Fig. 10. Mittlere Partie aus einer nach der Xanthoproteinreaktion behandelten Radula von *Helix pomatia.* Gelbe Eiweißrahmen!

Fig. 11 und 12. Zähne einer nach der Chitosan-Jodreaktion behandelten Radula von *Arion empiricorum.* Von oben (11) und von der Seite (12) betrachtet.

Fig. 13. Unzerstört gebliebenes anorganisches Skelet der Zähne einer im Platinlöffel geglühten *Helix*-Radula. Einige der hohlen Zahnskelette enthalten im Innern noch etwas verkohlte Substanz (*x*).

Fig. 14. Nach der Berlinerblaureaktion behandelte Radula von *Patella vulgata.* Die in natürlichem Zustand braun gefärbten Median- und Lateralzähne sind blau. An den dunklen Spitzen ist die Reaktion noch nicht zu sehen. *m,* Medianzahn; *Latz,* Lateralzähne; *Margz,* Marginalzähne.

Fig. 15a, b, c. Allmähliche Einlagerung des Eisens (braune Farbe!) in das Basalstück (*basst*), die Fuge (*f*) und das Zahnspitzenstück (*zspst*) der großen Lateralzähne von *Patella vulgata.* Von jüngeren nach älteren Zähnen (von *a* nach *c*) fortschreitende Entwicklung.

Tafel VI.

Fig. 16. Zwei halbe Zahnreihen einer mit konzentrierter Kalilauge ausgekochten und hierauf mit Millons Reagens behandelten Radula von *Buccinum undatum.* Basalmembran (*basmembr*) farblos. Zeigt streifige Strukturen. Zähne infolge ihres Eisengehaltes mit Millons Reagens gerötet.

Fig. 17. Medianer Sagittalschnitt durch das Ende der Radulascheide von *Limax agrestis* (jung), mit Hämatoxylin-Kongorot gefärbt. *basmemb,* Basalmembran; *basep,* basales Epithel; *odbl,* Odontoblasten; *z,* secernierende Zellen am blinden Ende der Radulascheibe; *dep,* Dachepithel der Radulascheide.

Das in meinem Verlage erscheinende

MORPHOLOGISCHE JAHRBUCH

dessen Herausgabe in Händen des verstorbenen Herrn **Prof. Dr. E. Ruge, Zürich** lag, wird unter Leitung des Herrn **Prof. E. Göppert, Marburg,** Anatomisches Institut, fortgesetzt und beginnt demnächst seinen 51. Band. Manuskripte können an den Herausgeber oder an die Verlagsbuchhandlung eingesandt werden.

WILHELM ENGELMANN

VERLAGSBUCHHANDLUNG

LEIPZIG, im November 1919 Mittelstraße 2.

Über die Atmung der Landasseln,

zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entstehung der Landtiere.

(Über Isopoden. 21. Aufsatz.)

Von

Karl W. Verhoeff
in Pasing bei München.

Mit 1 Figur im Text und Tafel VII und VIII.

1. Vorbemerkungen.

In neuerer Zeit sind die Atmungsorgane und die Atmung der Landasseln in mehreren Abhandlungen Gegenstand der Untersuchung gewesen, so namentlich in den folgenden:

1. J. H. Stoller: On the organs of respiration of the Oniscidae, Zoologica. Stuttgart 1899. 31 S. und 2 Tafeln.
2. H. Bepler: Über die Atmung der Oniscoideen. Greifswalder Dissertation. 49 S. und 1 Tafel.
3. W. Gräve: Die in der Umgebung von Bonn vorkommenden landbewohnenden Crustaceen und einiges über deren Lebensweise. Verh. nat. Ver. für Rheinland und Westfalen. 1913. S. 175—248.
4. W. Herold: Beiträge zur Anatomie und Physiologie einiger Land-Isopoden; Häutung, Secretion, Atmung. Zool. Jahrbücher 1913. S. 457—526. Mit 3 Tafeln.

Am eingehendsten beschäftigte sich mit unserm Thema Bepler, welcher auch einen historischen Überblick gegeben hat. Da in den vorgenannten Schriften die Literatur mehrfach erwähnt worden ist, brauche ich hier auf dieselbe nur so weit einzugehen, als es meine eignen Untersuchungen notwendig machen. Zweifellos haben die vier vorgenannten Forscher sowie auch einige andre, unter denen besonders M. Weber und Lereboullet zu nennen sind, die Kenntnis der Atmungsorgane und der Atmung bereits mehr oder weniger namhaft gefördert. Die Pleopodendrüsen sind besonders durch Weber ins rechte Licht gesetzt worden, und die Histologie der Pleopoden selbst ist schon ziemlich eingehend behandelt worden[1].

Trotzdem sind wir zu einer befriedigenden Lösung der Atmungsverhältnisse noch keineswegs gelangt, zumal die bisher unternommenen Experimente teils zu unvollständig, teils zu widersprechend sind. Gerade die Lückenhaftigkeit der unternommenen Versuche bestärkte mich in dem Entschluß, mich mit den Atmungsverhältnissen näher zu beschäftigen und besonders die biologisch-physiologischen Erscheinungen weiter aufzuklären.

Im Verlauf meiner Untersuchungen stellten sich aber ganz neue Gesichtspunkte und überraschende Zusammenhänge heraus, so daß sich mir die Landasseln plötzlich in einem ganz neuen, wesentlich veränderten Lichte darboten. Im Zusammenhang mit dem physiologisch Neuen mußten auch verschiedene morphologische Erscheinungen behandelt werden, die bisher entweder nur unvollständig bekannt waren oder gar keine Berücksichtigung gefunden haben, z. T. Gebilde, die schon einmal meine Aufmerksamkeit erregt hatten, ohne daß ich mir bisher über ihre Bedeutung eine Klarheit verschaffen konnte.

Als Atmungsorgan der *Isopoda terrestria* hat bereits Lereboullet 1852 dreierlei Gebilde in Anspruch genommen, nämlich die Exopodite der Pleopoden, die Endopodite derselben und die »weißen Körper« der ersteren, welche ich zusammen mit ihren Mündungsgebieten Trachealbezirke genannt habe. Viertens betrachtet Bepler den Enddarm der Landasseln als Atmungsorgan, worüber er a. a. O. S. 40 folgendes äußert: »Bringt man ... junge Oniscoideen ... in einen Objektträger mit Wasser, so sieht man deutlich Luftblasen rhythmisch in den Enddarm eindringen. Niemals konnte ich beobachten, obwohl ich ausdrücklich darauf achtete, daß Luftblasen wieder ausgestoßen wurden, augenscheinlich wurden sie von der Flüssigkeit, welche den Enddarm erfüllt, resorbiert. Eine ähnliche Beobachtung ist auch an erwachsenen Tieren zu machen, wenn man diesen die beiden letzten Paare Außenäste entfernt. Man kann dann, da das Chitin der abdominalen Bauchwand hier sehr dünn, anderseits der Körper an sich ziemlich durchsichtig ist, deutlich sehen, wie der Enddarm rhythmische

---

[1] In dieser Hinsicht sei auch verwiesen auf A. Berneckers Aufsatz: Zur Histologie der Respirationsorgane der Crustaceen. Zool. Jahrbücher 1909, namentlich S. 605—608 und Taf. 38.

Kontraktionen ausführt. Ferner beobachtet man, daß um den Enddarm eine äußerst lebhafte Blutzirkulation stattfindet, auch zeigen sich die Umrisse einer sehr kräftigen Muskulatur. Bei der Ausdehnung füllt sich der Enddarm mit derselben Flüssigkeit, die auch sonst die Atmung vermittelt.«

(S. 42.) »Faßt man noch einmal die Resultate der Beobachtungen am Enddarm verschiedener Oniscoideen zusammen: Aufnahme von Flüssigkeit im Enddarm der Jugendformen, verbunden mit rhythmischen Kontraktionen, rhythmische Kontraktionen des Enddarmes erwachsener Tiere, eine sehr starke Blutzirkulation und Muskulatur, so wird man zu der Überzeugung kommen, daß man es hier mit einem Atmungsorgan zu tun hat.«

Beplers Anschauungen über den Enddarm haben offenbar wesentlich dazu beigetragen, daß er (S. 35) über die schon lange anerkannten Pleopoden-Atmungsorgane folgendermaßen urteilt:

»Auf Grund der anatomischen Untersuchungen und der Beobachtungen am lebenden Tiere (der Blutströmung) spreche ich von den Pleopoden als Atmungsorgane lediglich an die Innenäste und den speziellen Teil der Außenäste von *Oniscus* und *Philoscia.* Ich bestreite dagegen, daß übrigens die Außenäste, einschließlich der weißen Körper als spezifische Atmungsorgane anzusprechen sind.«

Herold schreibt a. a. O. S. 505 seltsamerweise über Bepler, daß er »die einzigen Atmungsorgane der Landasseln vielmehr in den Kiemen sieht«. Mithin übersah er in Beplers Arbeit den ganzen Abschnitt über die Bedeutung des Enddarmes und geht auch sonst auf diese Mitteilungen Beplers nicht ein, obwohl das bei deren Besonderheit gegenüber den früheren Beobachtern notwendig war. Wichtig ist aber Herolds Entdeckung, daß bei *Syspastus* in den Exopoditen Muskeln vorkommen, die deren Unter- und Oberlamelle verbinden Er urteilt mit Recht (S. 519), »die Muskeln hätten die Exspiration zu besorgen, während die Inspiration durch die Federkraft des Chitins an den Seiten des Astes und im Lumen des weißen Körpers erfolgen dürfte«. *Syspastus* ist eine sehr abgeleitete Gattung, und auch ihre Tracheensysteme, welche in meinem 15. Isopodenaufsatz (Archiv für Biontologie, Bd. II, Berlin 1908, S. 373) berücksichtigt wurden, stellen die Kulmination dieser Luftatmungsorgane unter den Isopoden dar. Niemand kann die Bedeutung der Trachealbezirke als solcher leugnen, der sich die Tracheensysteme von *Syspastus* einmal gründlich angesehen hat.

Beplers Einwurf gegen die »weißen Körper« als Atmungsorgane kommt um so weniger in Betracht, als er ja selbst durchaus nichts für eine etwaige andre Erklärung hat beibringen können.

Herold hat sich also mit vollem Recht gegen Beplers Negierung der Trachealnatur der »weißen Körper« ausgesprochen und urteilt schließlich auf S. 522 also:

»Trotz des Versagens des direkten Nachweises gelange ich aus den verschiedenen angeführten Gründen dazu, die Ansicht Duvernoys, Lereboullets und Stollers über die physiologische Bedeutung der weißen Körper für begründet und richtig zu halten. Ich halte sie für das Luftatmungsorgan der Landasseln, neben dem sie noch mehr oder weniger gut entwickelte, aus der Zeit ihres Wasserlebens ererbte Kiemen besitzen, deren Funktion dadurch ermöglicht wird, daß in ihren Dienst gewisse Hautdrüsen treten.«

Für die Beurteilung der Atmungsorgane sind die Verschiedenheiten im Bau der Pleopoden bei den einzelnen Gattungen der Landasseln von größter Bedeutung. Auf diese auch nur teilweise bekannten Verhältnisse gehe ich zunächst nicht näher ein, sondern beschränke mich darauf, daran zu erinnern, daß bei den Ligiiden und Trichonisciden lediglich Kiemen vorkommen, während bei *Porcellio*, *Cylisticus*, *Armadillidium* und *Armadillo* zwei oder fünf Paar Trachealbezirke ausgebildet sind.

Von der Mittelstellung, welche *Oniscus* einnimmt, wird noch weiterhin die Rede sein, ebenso von verschiedenen bisher unbekannten Eigenschaften der Pleopoden. Im folgenden beschäftige ich mich zunächst mit dem Verhalten verschiedener Landasselgattungen gegen Wasser, da die bisherigen Versuche nach dieser Richtung nicht planmäßig genug ausgeführt worden sind, und zwar beginne ich mit einem Verfahren, welches den natürlichen Verhältnissen angepaßt ist, insbesondere der Tatsache, daß die meisten Landasseln gern unter Steinen leben, hierbei aber bei starken Regengüssen oder Überschwemmungen oft von Wasser überrascht werden.

2. Landasseln auf einer Steininsel.

In eine 20 cm breite, 6 cm hohe und 3 cm hoch mit Wasser angefüllte Glasschale brachte ich einen 9—14 cm breiten und 3—5 cm hohen, also ziemlich flachen und rauhen Stein (Schotterstück), der also größtenteils aus dem Wasser herausragte, sich langsam ins Wasser senkte und außerdem unten so stark ausgehöhlt ist, daß die an ihm gehenden Tiere auch unten sich bequem bewegen können.

Acht Stück *Armadillo officinalis* B. L. setzte ich mittags 1 Uhr auf die rings von Wasser umgebene Steininsel. Außerdem brachte ich in die Mitte des großen Steines noch einen flachen kleinen Aufsatzstein von 5 cm Länge und 1 cm Dicke, unter dem sich die Asseln, da der große Stein teilweise ausgehöhlt, verstecken konnten und dabei sich im Trocknen befanden. Anfangs marschierten drei Stück *Armadillo* ohne Zaudern ins Wasser hinein, eines derselben wanderte sogar im Bestreben ins Dunkle zu gelangen, an die Oberfläche des großen Steines und blieb dort im Wasser eine halbe Stunde sitzen; nach $^1/_2$2 Uhr befanden sich aber alle acht oben im Trockenen. In der nächsten Stunde begab sich nochmals ein Stück auf kurze Zeit ins Wasser, sonst aber blieben alle bis am nächsten Morgen auf der Steininsel, und zwar die Mehrzahl vorwiegend hinter oder unter dem Aufsatzstein.

Vier Stück von *Armadillidium portofinense* Verh. beobachtete ich während 20 Stunden stets im Trockenen und vorwiegend am Aufsatzstein, nur ein Tier saß abends kurze Zeit im Wasser, wahrscheinlich war es aber vorübergehend hereingerollt.

Zwei Stück *Cylisticus convexus* blieben innerhalb 14 Stunden ständig auf der Steininsel. Sie rannten aber lebhaft rings an der Wassergrenze suchend umher und betasteten das Wasser mit den Antennengeißeln, machten auch große Anstrengungen vom Stein aus die Glaswand zu erreichen, was nicht gelang, aber ins Wasser hinein wagten sie sich nicht.

Vier Stück *Ligidium hypnorum* und zwei Stück *Ligidium germanicum* Verh. zeigten ein von den vorigen abweichendes Verhalten:

Als sie um 2 Uhr auf die Steininsel gesetzt wurden, rannten sofort vier derselben ins Wasser, und zwar an der Oberfläche des Steines sich haltend, gelangten sie unter denselben. Zwei kehrten aber bald wieder nach oben zurück. $^1/_2$3 Uhr nur noch ein *hypnorum* im Wasser.

$^3/_4$3 und 3 Uhr sitzen drei Ligidien im Wasser, drei auf dem Stein. Um 4 Uhr ebenso, und zwar sitzen die im Wasser befindlichen unter dem Stein. $^1/_2$6 Uhr schwimmt ein Tier ganz im Wasser; drei sitzen unter dem Stein im Wasser, zwei im Trockenen. 8$^1/_4$ Uhr abends vier Ligidien auf dem Stein, zwei darunter im Wasser, 10$^1/_2$ Uhr abends drei Ligidien auf dem Stein, drei darunter im Wasser, am andern Morgen 9 Uhr zwei Ligidien auf dem Stein, eine darunter im Wasser; ein Stück sitzt ganz im Wasser, und eins versucht an der Grenze von Wasser und Luft außen an der Glaswand emporzusteigen. Letzteres beobachtete ich weiterhin mehrmals, und ein *Ligidium* ist mir dann auch auf diesem Wege entschlüpft. Hierzu bemerke ich noch, daß kein trockener Isopode an der senkrechten Glaswand emporsteigen kann. Dies wird nur mit Hilfe der Kohäsion von Wasser und Glas ermöglicht, und auch in solchem nassen Zustand klimmt das Tier nur mit äußerster Anstrengung empor.

Die Versuche mit der Steininsel beweisen, daß *Armadillidium* und *Cylisticus* wasserscheu sind, *Armadillo* zwar das Wasser nicht fürchtet, aber sich doch nach kurzem Aufenthalt wieder ins Trockene begibt, während im Gegensatz zu diesen drei Gattungen *Ligidium* mit dem Wasser so vertraut ist, daß diese Tiere sich nicht nur leicht ins Wasser begeben, sondern auch lange darin verweilen, ohne eine besondere Hast zu bekunden, wieder aufs Trockene zu gelangen. Mehrfach beobachtete ich auch, daß die bekanntlich stets besonders unruhigen Ligidien, wenn sie von mir auf der Steininsel aufgescheucht wurden, ohne Zaudern sofort ins Wasser rannten.

Hierdurch sind die Behauptungen Beplers über die Landasseln (S. 19), »eine direkte Aufnahme von Wasser von außen halte ich für gänzlich ausgeschlossen« und (S. 20): »Ähnliches gilt für den Aufenthalt der Tiere im Freien, wo man sie niemals an eigentlich nassen Stellen sitzen sieht,« endgültig widerlegt. Was aber das Vorkommen in der freien Natur betrifft, so möchte ich, nachdem tausendfältig Asseln von mir an Ort und Stelle beobachtet worden sind, nur noch hervorheben, daß man insbesondere *Ligidium*, *Trichoniscus* und *Hyloniscus* gerade in nassen Erlenbrüchen zwischen nassen Moos-, Genist- und Laubmassen besonders häufig antreffen kann, und zwar an Stellen, die so naß und morastig sind, daß sich der Beobachter mit Mühe einen Halt suchen muß. Wer die Tiere an solchen Plätzen einmal beobachtet hat, begreift, daß wenigstens diesen Gattungen eine amphibische Natur zukommt. Aber die Tiere werden nicht nur durch ihre oft nassen Aufenthaltsorte veranlaßt, zeitweilig in Wasser zu geraten, sondern sie sind auch außerhalb des Wassers, z. B. in nassem Moose, vielfach der Berührung von Wassertropfen ausgesetzt, so auch die im Laub vorkommenden Formen, welche plötzlich durch einen heftigen Regenschauer ins Nasse geraten. Welche Bedeutung die Berührung mit Wassertropfen hat, wird noch weiterhin erörtert werden.

3. Atembewegungen der Pleopoden im Wasser.

A. Gerstäcker schreibt 1882 in der 4.—6. Lieferung seiner Isopoden-Bearbeitung in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs S. 97 über die Atmung der Isopoden-Spaltbeine im allgemeinen:

»Die hin und her schwingenden, sich abwechselnd hebenden und senkenden Opercula werden den Kiemen selbst ununterbrochen neues Wasser zuführen und das bereits respirierte entfernen.« — Mit den Opercula sind die Exopodite und mit den Kiemen die Endopodite der Pleopoden gemeint. — »In den Kiemen selbst vollzieht sich der respiratorische Prozeß auf diosmotischem Wege; die sehr schwammige, weiche Beschaffenheit ihrer beiden Lamellen, zwischen welchen das Blut bald (bei glatten Wandungen) in gleichmäßiger Verteilung, bald (bei faltiger Beschaffenheit) in bestimmten Bahnen zirkuliert, bietet dazu die ausgiebigste Gelegenheit.«

Bepler äußert sich a. a. O. S. 16 also: »Bringt man einen Oniscoideen, beispielsweise einen *Porcellio* in einen mit Wasser gefüllten Hohlschliff und deckt diesen mit einem Objektträger zu, so kann man unter der Lupe bemerken, daß sich das Tier zunächst genau so benimmt wie Wasserisopoden, z. B. die Wasserasseln: Es fächelt lebhaft mit den Außenästen und führt dadurch den Innenästen frisches Wasser zu, eine Beobachtung, die keineswegs neu ist.

Können Oniscoideen (!) nun längere Zeit im Wasser leben? Nein. Setzt man sie (!) in ein Glas mit Leitungswasser, das, wovon man sich leicht überzeugen kann, so sauerstoffreich ist, daß Wasserasseln unbegrenzte Zeit darin leben können, so zeigen sie sofort Unbehagen, zappeln, fächeln[1] heftig mit den Pleopoden, und nach Verlauf von etwa 5 Stunden (!) tritt gewöhnlich der Tod ein.«

Der Vergleich mit den Wasserasseln ist ganz zutreffend, aber die weiteren Angaben sind so vollkommen irrig, daß ich mich angesichts meiner zahlreichen, höchst abweichende Ergebnisse zeitigenden Versuche, über welche ich weiter berichte, fragen muß, wie konnte ein Autor überhaupt zu derartig falschen Schlüssen gelangen! Eine Erklärung finde ich hauptsächlich darin, daß die Pleopodenbewegungen bisher nur ganz oberflächlich beachtet worden sind, zugleich aber alle Beobachter von der irrigen Annahme ausgingen, die Landasseln verhielten sich in dieser Hinsicht alle gleichartig. Auch Bepler spricht ganz allgemein von den »Oniscoiden«. Herold hat die Bewegungen der Pleopoden im Wasser überhaupt vollständig unberücksichtigt gelassen und verlor damit eine der wichtigsten Handhaben für die Beurteilung der Atmung.

Meine Versuchstiere, die meistens schon längere Zeit in Gefangenschaft gehalten wurden, z. T. (wie die *Oniscus*) vom Marsupium an aufgezogen und natürlich stets möglichst vorsorglich behandelt und mit Brot, Apfelstückchen, Sämereien u. a. gefüttert wurden, untersuchte ich in Glaskapseln mit gewöhnlichem Leitungswasser. Versuchen in Gemischen mit irgendwelchen andern Flüssigkeiten, z. B. »Dextrin« (Bepler, Herold) kann ich gar keine Bedeutung beimessen, schon weil sie Unnatürliches schaffen.

---

[1] Das Fächeln ist absolut kein Beweis für »Unbehagen«, ebensowenig das »Zappeln«, zumal wenn man die Tiere in einen glattbodigen Behälter bringt!

Die beiden deutschen *Ligidium*-Arten und *Hyloniscus vividus* liegen, plötzlich ins Wasser geworfen, oft kurze Zeit bewegungslos und wie momentan erstarrt, aber schnell beginnt das Schlagen der Pleopoden, und zwar bei *Hyloniscus* ähnlich *Oniscus*.

Bei *Ligidium*, wo die 4. Exopodite stark über die fünften geschoben sind, schlagen die 4. und 5. Pleopoden außerordentlich stark und schnell, die vorderen schwächer, weil sie kürzer sind, am schwächsten sind die Schwingungen der 1. Pleopoden. Beim Einsinken ins Wasser haftet den Ligidien und *Hyloniscus* nur sehr wenig Luft an.

Bei *Oniscus murarius* läßt sich das regelmäßige rhythmische Schlagen der Pleopoden besonders bequem beobachten, und zwar an allen fünf Paaren. Sie drehen sich um ihre Anwachsungsstelle flügeltürartig auseinander, mehr aber noch in der Richtung von oben nach unten und umgekehrt. Bei der Zusammenneigung gelangen sie jedoch nicht so dicht zusammen, wie das in ihrer gewöhnlichen Haltung in der Luft geschieht, sondern sie bleiben bei der stärksten Annäherung noch etwas klaffend, so daß man die Endopodite, an welche der Wasserstrom gelangen soll, immer bequem zu erkennen vermag. Bei einem Tier, welches sich schon längere Zeit im Zimmer mit 14° R. Lufttemperatur im Wasser aufhielt, zählte ich in der Minute 26 Pleopodenschwingungen, während das Rückengefäß in einer Minute etwa 160mal pulsierte. Das betreffende Individuum hatte aber bereits 19 Stunden im Wasser zugebracht. Beim Eintauchen ins Wasser haftet auch den *Oniscus* vergleichsweise wenig Luft an, d. h. es sind nur wenige auffallendere Luftbläschen zu sehen. Man vergleiche aber Näheres über *Oniscus* im 8. Kapitel.

Wirft man verschiedene *Porcellio scaber* und *pictus* aufs Wasser, dann haften die meisten zunächst kurze Zeit an der Oberfläche. Unter ihren krümmenden Rumpfbewegungen sinken sie jedoch sehr bald ein. Alle nehmen zahlreiche Luftbläschen mit ins Wasser, und zwar haften dieselben teils an der Bauch-, teils an der Rückenfläche. An den rauhen Tergiten halten sich viele kleine Bläschen, während am Bauch spärlichere, aber zum Teil größere zu bemerken sind. Die vielen Luftbläschen bewirken, daß die meisten *scaber* im Wasser mehr oder weniger schweben oder flottieren, wobei in der Regel sich der Kopf oben befindet; manche schweben nahe unter der Wasseroberfläche.

Die 1. Pleopoden bleiben im Wasser vollkommen bewegungslos, während die 2.—5. kräftig schlagen. Hierbei legen sich die Exopodite so dicht mit den Innenrändern aneinander wie im Normalzustand. Trotzdem kann man beim Ausschlagen die Endopodite leicht erkennen.

Nach zweistündigem Liegen der *scaber* im Wasser beobachtete ich (bei 14° R. Zimmertemperatur) in einer Minute ungefähr 60 Pleopodenschwingungen und genau ebensoviel nach $3^1/_2$stündigem Wasseraufenthalt. Dagegen hatte sich nach $6^3/_4$ Stunden Wasseraufenthalt die Zahl der Pleopodenschwingungen auf 40 in einer Minute vermindert. Bei noch längerem Verweilen im Wasser nimmt die Zahl der Schwingungen schnell immer mehr ab, bis sie vollständig aufhören. Ein vollständiges Einstellen der Pleopodenschwingungen hat bei den Ligidien stets den Tod zur Folge, dagegen bei *Porcellio* und andern mit Trachealbezirken versehenen Landasseln, aber auch bei *Oniscus*, folgt eine gewisse Zeit der Ohnmacht, innerhalb welcher die Tiere durch den in jenen enthaltenen Luftvorrat vor dem Absterben bewahrt werden, so daß sie auf Fließpapier gelegt, sich von ihrer Ohnmacht wieder zu erholen vermögen.

Porcellio balticus sinkt leichter unter als *scaber* und *pictus*, weil ihm weniger Luftbläschen anhaften, trotzdem stimmt er hinsichtlich der Pleopodenbewegungen mit jenen überein, namentlich auch darin, daß die 1. Pleopoden völlig bewegungslos bleiben.

Cylisticus convexus haftet auf Wasser geworfen ebenfalls kurze Zeit an der Oberfläche, wenn er dann aber einsinkt, haften ihm entweder nur sehr wenige oder einige größere Luftblasen an. Seine Pleopoden bewegen sich ähnlich *Porcellio*. Wenn sich beim Männchen die 1. Exopodite etwas mitbewegen, so geschieht das nur passiv, weil sie innen mit ihren Fortsatzlappen an die zweiten angelehnt sind.

Als ich von *Armadillo officinalis* vier geschlossene Kugeln ins Wasser warf, sanken sie trotz der Luft, welche das eingerollte Tier in der Kugel mitnimmt, infolge der Dicke des Hautskelettes, sofort unter[1]. Öffnen sich nach kurzer Zeit die zappelnden Kugeln, dann bemerkt man, daß namentlich im Bereich des Pleon eine Luftschicht dem Bauche anhaftet. Obwohl ich den Tieren zur bequemeren Bewegung flache Steine ins Wasser legte, war weder an den Umherwandernden, noch an den unter dem Binocular Geprüften irgend etwas von einer Pleopodenbewegung zu erkennen. Die Pleopoden von *Armadillo* bleiben vielmehr auch im Wasser dauernd schwingungslos, und dementsprechend zeigen die Tiere auch im Wasser meistens eine stark eingekrümmte Haltung.

---

[1] Der Kugelverschluß und die Anpassungen der verschiedenen Körperteile aneinander sind übrigens bei *Armadillo* so außerordentlich vollkommen, daß die Kugel in ihren Spalten nicht so viel Luft fassen kann wie bei *Armadillidium portofinense* u. a.

Im Abschnitt 8d habe ich auseinandergesetzt, wie vortrefflich der Bau der *Armadillo*-Pleopoden diesem physiologischen Verhalten entspricht.

Auch von *Armadillidium portofinense* warf ich vier geschlossene Kugeln ins Wasser. Diese gingen aber nicht nur nicht unter, sondern die (und zwar beliebig oft) mit der Pinzette unter die Wasseroberfläche gestoßenen Kugeln, unter deren Telson eine Luftblase erscheint, stiegen immer sofort wieder nach oben, weil das Hautskelet im Vergleich mit *Armadillo* viel weniger dick gebaut ist[1]. Erst als sich die Tiere entrollten und bei ihren Hin- und Herkrümmungen ein Teil der anhaftenden Luft abgestreift wurde, sanken sie allmählich ins Wasser ein. Auch bei ihnen haftet viel Luft besonders unten am Pleon, und so stehen die Tiere flottierend meistens steil im Wasser, den Kopf nach unten gerichtet, oder liegen auf dem Rücken, weil die beträchtliche anhaftende Luftmenge die Bauchfläche nach oben drängt.

Bei oberflächlicher Beobachtung glaubt man, daß bei *Armadillidium* gleichfalls keine Pleopodenbewegungen stattfinden. Die genauere Prüfung unter Gläsern zeigt jedoch, daß schwache Pleopodenschwingungen ausgeführt werden können, und zwar beobachtete ich an ruhig und ausgestreckt auf dem Rücken liegenden Tieren (bei 14° R. Lufttemperatur) im Wasser während einer Minute sechs deutliche, in regelmäßigen Zwischenräumen sich folgende Schwingungen. Diese aber auch nur im Beginn des Aufenthaltes im Wasser. An einem *Armadillidium portofinense*, welches etwa eine Stunde im Wasser saß, konnte ich auch unter der Binocularlupe keine Spur einer Pleopodenbewegung mehr nachweisen.

Somit habe ich den Beweis erbracht, daß unter den Landisopoden hinsichtlich der Pleopodenbewegung im Wasser die größten Verschiedenheiten herrschen, welche eine überaus wichtige Grundlage abgeben zur Beurteilung der Kiementätigkeit der Pleopoden.

---

[1] Man kann sogar ein *Armadillidium* mit der Pinzette fassen und als Kugel so und so oft ins Wasser hinabtauchen. Jedesmal, wenn man die Kugel losläßt, steigt sie wie ein Ballon nach der Wasseroberfläche empor. Dies gilt nicht nur für *A. portofinense*, sondern auch für andre Arten, z. B. *pictum* B. L.

Das Schlagen der Pleopoden im Wasser ist das äußere Zeichen ihrer Tätigkeit als Kiemen. Wenn aber bei bestimmten Gattungen dieses rhythmische Pleopodenschlagen gänzlich aufgehört hat oder nur noch von geringer Dauer und unbedeutender Stärke ist, dann folgt daraus, daß diesen Gattungen die Fähigkeit der Kiemenatmung entweder ganz verloren gegangen ist, oder dieselbe doch nur noch eine geringe Rolle spielt. Es handelt sich aber hier nur um Gattungen, welche »weiße Körper«, d. h. Trachealbezirke, besitzen. Letztere ergeben sich daher schon in diesem Zusammenhang als Luftatmungsorgane.

Die vorigen Beobachtungen lassen sich in Kürze also zusammenfassen:

A. Das Pleopodenschlagen dauert mehr oder weniger lange Zeit und geschieht unter schnellen, weit ausholenden Bewegungen, und zwar

a) bei *Ligidium*, *Hyloniscus* und *Oniscus* mit allen fünf Pleopodenpaaren,

b) bei *Porcellio* und *Cylisticus* mit den 2.—5. Pleopoden.

B. Das Pleopodenschlagen dauert nur kurze Zeit und geschieht unter nur langsamen und schwachen Bewegungen: *Armadillidium*.

C. Die Pleopoden bewegen sich im Wasser überhaupt nicht mehr: *Armadillo*.

Hinsichtlich des Anhaftens der Luft im Wasser zeigen sich folgende bemerkenswerte Gegensätze:

a) Die Tiere sinken leicht ein und nehmen wenige oder gar keine anhaftende Luftblasen mit sich: *Ligidium*, *Hyloniscus*, *Oniscus* (*Porcellio balticus*)[1].

b) Die Tiere sinken nach kurzem Haften an der Oberfläche ein, nehmen aber oben und unten viel Luftbläschen mit, so daß sie im Wasser mehr oder weniger schweben: *Porcellio scaber* und *pictus*.

c) Die Tiere sinken, nachdem sie einige Zeit entrollt an der Oberfläche hafteten, mit oder ohne einige größere Luftbläschen unter: *Cylisticus*.

d) Die Tiere sinken sofort unter, nehmen aber eingerollt ein beträchtliches Quantum Luft mit herunter: *Armadillo*.

e) Zunächst halten sich die Tiere eingekugelt schwimmend an der Oberfläche, entrollt und einsinkend nehmen sie viel anhaftende Luft mit: *Armadillidium portofinense.*

---

[1] Vermittelt zwischen *a* und *b*.

Zur Ergänzung des Vorigen sei darauf hingewiesen, daß *Porcellio balticus*, der die operative Entfernung aller zehn Exopodite schon tagelang, ohne erkennbare Schädigung seines Allgemeinbefindens, gut ertragen hatte, in Wasser gesetzt, mit seinen außen nun nicht mehr befeuchteten Endopoditen gleichwohl dieselben rhythmischen Schläge ausführte wie die normalen Individuen.

4. Atembewegungen der Pleopoden in der Luft und die physiologische Bedeutung der Uropodenendopodite.

An sämtlichen von mir untersuchten Landasseln habe ich in der Luft Bewegungen, welche dem Pleopodenfächeln im Wasser vergleichbar wären, niemals beobachten können, vielmehr kann es als Regel gelten, daß diese in der Luft lebenden Tiere gewöhnlich ihre Pleopoden vollkommen ruhig halten. Gräve schreibt a. a. O. S. 181 von *Ligidium hypnorum*: »Auf dem Lande bewegen sich die Außenäste von *Ligidium* (bei Porcellioniden habe ich es nicht gesehen) in konstantem langsamen Rhythmus, und zwar beginnen zuerst die ersten Außenäste und nacheinander die folgenden sich etwas in die Höhe zu heben und wieder zu senken.« Hier handelt es sich entweder um einen Ausnahmezustand oder um die Einwirkung von Nässe, worüber noch im folgenden gesprochen werden wird. Normalerweise konnte ich auch bei den Ligidien und selbst bei Individuen, die ich mikroskopisch in einer Wachskammer untersuchte, nicht die geringste Pleopodenbewegung feststellen.

Wenn die Pleopoden bei Luftaufenthalt nicht mehr fächeln, können auch die Kiemenendopodite nicht oder höchstens in ganz untergeordnetem Maße als Kiemen tätig sein.

Nun liefern die von Weber, Herold u. a. untersuchten Pleopodendrüsen ein Secret, welches aber bei Luftaufenthalt das Wassermedium trotzdem als Sauerstoffquelle nicht ersetzen kann.

In seiner Abhandlung »Anatomisches über Trichonisciden« (Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XIX, 1881, S. 607) sagt Weber über die Pleopodendrüsen folgendes: »Ich möchte glauben, daß wir es mit Drüsen zu tun haben, die gerade für die Landisopoden von Bedeutung sind, da diese, der ihnen innewohnenden terripetalen Tendenz folgend, das Leben im Wasser mit dem Landleben vertauschten und nun durch dünnhäutige, zarte Kiemen in der Luft atmen müssen. Die Bedeutung des Secretes sehe ich darin, daß dasselbe eine zähe im

Wasser unlösliche Schicht, namentlich um das dünnhäutige Pleon und dessen Anhänge, unter denen an erster Stelle die Kiemen zu nennen sind, bildet, welche die Hautdecke vor Verdunstung beschützt, ohne deren Beweglichkeit zu beeinträchtigen.« —

Bepler geht in der Bewertung der Pleopodendrüsen einen großen Schritt weiter, indem er a. a. O. S. 48 abschließend erklärt: »Der Sauerstoff wird den Atmungsorganen der Oniscoideen in gelöster Form zugeführt. Als Lösungsmittel dient das Secret der abdominalen Drüsen, als Atmungsorgane dienen die Innenäste der Pleopoden.« —

Prüft man an lebenden Landasseln unter Vergrößerung die Pleopoden, indem man zugleich mit einer feinen Nadel die einzelnen Exopodite emporhebt, dann kann man sich bei den verschiedensten Gattungen davon überzeugen, daß die Exopodite sowohl den andern Nachbarteilen als auch ihresgleichen überaus dicht anliegen, zugleich aber bemerkt man, daß eine dünne Flüssigkeitsschicht vorhanden ist, welche die engen Spalten zwischen den Pleopoden erfüllt und namentlich Endo- und Exopodite aufeinander haften läßt.

Bepler behauptet S. 20: »Von der Wirksamkeit dieser Drüsen, von ihrer reichlichen Secretion können wir uns überzeugen, indem wir das Tier mit einem Pinsel an den Pleopoden reizen. Wir sehen dann reichliche Secretmengen ausströmen.« — Die zahlreichen Amputationen, welche ich vornahm, hätten das angeblich »reichliche« Secret in allererster Linie zeigen müssen. Ich habe aber in den vielen Pleonuntersuchungen mit und ohne Verletzung des Objektes niemals eine Beobachtung gemacht, welche diese Schilderung Beplers bestätigen könnte, im Gegenteil den Eindruck gewonnen, daß der Saft der Pleopodendrüsen seiner Aufgabe gemäß sehr langsam und sparsam abgegeben wird. Bepler hat entweder an einem verletzten Tiere einen Erguß der Leibesflüssigkeit oder hervorgestoßene Darmflüssigkeit für Drüsensaft gehalten. Letzteres erscheint um so gewisser, als er den physiologischen Zusammenhang zwischen Flüssigkeitsströmung vom Darm zu den Pleopoden und umgekehrt nicht erkannt hat.

Individuen des *Porcellio balticus*, denen sämtliche Exopodite fortgenommen wurden, zeigten nach sehr baldiger Vernarbung der Wundstellen die Unterflächen der Endopodite vollkommen trocken, so daß man sie für Exopodite halten könnte. Würden die Pleopodendrüsen stark secernieren, dann könnte man annehmen, daß sie die Endopodite auch unten feucht halten würden. Der Umstand, daß aber überhaupt die *Porcellio balticus* ohne jede Exopodite lange Zeit leben können und die Endopodite gleichzeitig mit trockener Unterfläche nach außen wenden, läßt die Bedeutung des Secretes der Pleopodendrüsen »als Lösungsmittel« für Sauerstoff, wenn nicht überhaupt als fraglich, so doch mindestens als nebensächlich erscheinen. Da tatsächlich die Pleopoden, und zwar einschließlich der Exopodite recht zarter Natur sind, besonders aber die Endopodite und die Oberlamelle der Exopodite, so stimme ich mit Weber darin überein, daß der Saft der Pleopodendrüsen die Pleopoden »vor Verdunstung schützt«, jedoch nicht wie Weber meint, das ganze »Pleon und dessen Anhänge«, sondern nur die Mehrzahl der versteckten Teile der Pleopoden. Daß sogar ganz bestimmte Einrichtungen getroffen sind, um bestimmte Teile der Pleopoden vor einer Drüsenbefeuchtung zu schützen, wird noch weiterhin zu erörtern sein. Die Endo- und Exopodite werden gerade, weil der Drüsensaft spärlich auftritt, durch Adhäsion so dicht aneinander gedrängt, daß auch die Endzipfel der Exopodite niemals Gefahr laufen, so weit herauszuragen, daß sie irgenwie beim Lauf der Tiere anstoßen könnten.

In den Endopoditen mit ihrer überaus zarten Wandung sehe ich amphibische Organe, d. h. Gebilde, welche die Tiere bei Aufenthalt im Wasser zu Kiemenatmern machen, bei dem überwiegenden Landleben dagegen den Sauerstoff unmittelbar der Luft entnehmen. Dies geschieht ausreichend jedoch nur bei denjenigen Formen, deren Endopodite, wie z. B. bei *Porcellio balticus*, noch eine bestimmte Größe beibehalten haben. Bei diesem Porcellioniden atmen also die Endopodite nach Entfernung der Exopodite die Luft unmittelbar.

Als Luftatmungsorgane sind somit die Endopodite (aber auch alle tracheenlosen Exopodite) physiologisch jenen zahlreichen aus- und einstülpbaren Coxalorganen vergleichbar, welche bei Diplopoden, Symphylen und Thysanuren auftreten, desgleichen dem Ventraltubus der Collembolen.

Wenn nun auch Exo- und Endopodite größtenteils durch Vermittelung des Drüsensaftes aneinander kleben, so kann doch von außen her die Luft auch unmittelbar an die Endopodite gelangen, und zwar sind zu diesem Zwecke bei *Oniscus* und *Philoscia* jene besonderen Außenabschnitte der Exopodite ausgestaltet, welche Stoller, Bepler u. a. als »spezielle Teile« beschrieben haben. Über den »speziellen Teilen« haftet die Luft reichlich und gelangt von dort an die Endopodite. Es kommen aber zu einer reichlicheren und unmittelbaren Luftzufuhr noch besondere Bewegungen in Betracht, und damit gelange ich zum Hauptgegenstand dieses Kapitels.

Bepler schreibt auf S. 19: »Beobachtet man einen lebenden *Oniscus*, so bemerkt man, daß sich zwischen Außenästen und Körper eine Flüssigkeit befindet. Ihre Existenz verrät sich durch eine saumartige, dem Rande der Außenäste annähernd parallele Linie, die bei minimalen Bewegungen der Außenäste ihre Lage verändert. Diese Linie ist nichts andres als der Rand der Flüssigkeit, der sich natürlich bei einer Veränderung des Abstandes zwischen den Pleopoden und Körper verschiebt.«

Diese Beobachtung kann ich im wesentlichen bestätigen.

Wenn nämlich auch Pleopodenbewegungen (im Sinne des Fächelns der Pleopoden im Wasser) für gewöhnlich nicht zu beobachten sind, so treten doch andre Bewegungen wenigstens der Exopodite auf, welche physiologisch recht bedeutsam sind.

Es liegt auf der Hand, daß wie bei vielen andern Tieren auch bei den Landasseln beim Laufen ein höheres Atembedürfnis vorliegt wie beim ruhigen Sitzen. Beim Laufen müssen aber die Tiere viele Hindernisse überwinden, die ganz von selbst Drehungen der Pleonsegmente von oben nach unten und umgekehrt mit sich bringen. Was aber solche Drehungen des Pleon bewirken, läßt sich unter dem Binocular sehr gut beobachten. Betrachten wir einen lebenden *Oniscus murarius* von unten, so läßt sich leicht feststellen, daß die Pleopodenexopodite auch unten recht zart sind, so daß sie im Gegensatz zum sonstigen Hautskelet dem zartesten Druck wie ein Seidenpapier nachgeben. Sie zeigen also eine mehr häutige Konsistenz. Nun pflegen die Isopoden, welche man zur Beobachtung zwischen zwei Fingern an den Truncusepimeren festhält, häufig energische, krümmende Bewegungen mit den Pleonsegmenten auszuführen. Man kann aber schon bei ganz geringfügigen Drehungen erkennen, wie die Luft, wenn die Exopodite mehr als gewöhnlich sich nach unten bewegen, mehr oder weniger tief in die Spalten zwischen Exo- und Endopoditen eindringt und so häufig mit den letzteren in unmittelbare Berührung kommt. Hierbei läßt sich feststellen, daß die Luft bei *Oniscus* vom Außenlappen her, wenn die Abhebung der Exopodite nur minimal ist, in Gestalt eines von außen nach innen sich einschiebenden Luftstreifens an die Endopodite gelangt.

Man kann aber auch leicht künstlich durch Abheben der Exopodite das Hin- und Herschieben der Luft-Flüssigkeitsgrenze erzeugen, und zwar an den 1.—5. Pleopoden, ganz entsprechend den Bewegungen, welche die Tiere aktiv selbst ausüben.

Die im vorigen besprochenen Beobachtungen führen mich daher zu dem Schlusse, daß die Pleopodendrüsen hauptsächlich ein die Austrocknis der Pleopoden verhinderndes ölartiges Secret liefern, welches aber für die Atmung selbst nur von nebensächlicher Bedeutung ist, während die Endopodite bei Luftleben luftatmende Blutsäcke sind, welche den Sauerstoff der Luft dieser vorwiegend unmittelbar entnehmen.

Da die Pleonbewegungen für die vermehrte Luftzufuhr an die Endopodite wichtig sind, ist es von Interesse darauf hinzuweisen, daß diejenigen Gattungen, welche keine Trachealbezirke besitzen, zugleich die kleinsten Pleonepimeren aufweisen, ein Umstand, welcher die Drehungen des Pleon sehr erleichtert. Tatsächlich kann man sich auch leicht überzeugen, daß die große Beweglichkeit der Ligiiden und Trichonisciden teilweise mit ihrem schlanken Pleon zusammenhängt, während im Gegensatz dazu die schwerfälligen Kugler beschränktere Pleonbewegungen ausführen, zumal sie den Sauerstoff vorwiegend vermittels der Trachealsysteme einatmen.

Schließlich muß hier berücksichtigt werden, daß die Pleopoden auch beim Aufenthalt der Asseln in der Luft rhythmische Bewegungen ausführen können, wenn ganz bestimmte Voraussetzungen gegeben sind, den Pleopoden nämlich erheblich mehr Flüssigkeit zugeführt wird als sie normalerweise enthalten. Dieser Fall pflegt in der freien Natur einzutreten, wenn die Asseln in eine sehr nasse Umgebung gelangen, was bei bestimmten Formen schon die Aufenthaltsorte mit sich bringen, bei allen andern aber durch Regengüsse verursacht werden kann. Es ist ein leichtes, solche Umstände künstlich hervorzurufen, indem wir einem *Porcellio* (mit der Spitze eines feinen Pinsels) einige kleine Wassertröpfchen mitten auf einige Truncustergite ansetzen. Auf einem höchst merkwürdigen Wege, nämlich durch ein wundervolles capillares Leitungssystem, von welchem später ausführlich die Rede sein wird, gelangen diese Wassertröpfchen in kürzester Zeit zwischen die Pleopoden und von diesen an den After.

Gewöhnlich kann man, sobald einem *Porcellio* die Tröpfchen auf die Tergite gesetzt worden sind, nach wenigen Minuten feststellen, daß die Pleopoden auf und nieder wogen, und zwar einige Zeit rhythmisch, wie beim Fächeln im Wasser, wenn auch nicht so lebhaft. Es liegt auf der Hand, daß das Tier vorübergehend vermittelst der geringen Wassermenge, welche durch die Pleopoden sickert, sich einer Kiemenatmung bedient.

Da jedoch einerseits der in dem geringen Wasserquantum enthaltene Sauerstoff bald verbraucht wird, anderseits durch das Wogen der Pleopoden und nickende Bewegungen der ganzen Pleonhinterhälfte das Wasser nach hinten gelangt, so ist es für das Tier vorteilhaft, diese kleine verbrauchte Wassermenge wieder zu beseitigen. Dies geschieht teils durch eine aufschluckende Tätigkeit des Enddarmes, teils durch Ausstoßen des Wassers. Hat man das in einer Glaskapsel zur Beobachtung dienende Tier auf ein Stückchen Fließpapier gesetzt, dann läßt sich unter der Lupe deutlich erkennen, daß vom After her die Nässe zu den Uropoden und besonders deren Endopoditen gelangt. Bei den nickenden Bewegungen der Pleonhinterhälfte stoßen aber die aneinander gelegten beiden Uropodenendopodite mit ihrem Ende auf das Fließpapier und setzen an ihm kleine Tröpfchen ab. Hat sich das Tier auf diese Weise eines gewissen Wasserquantums entledigt, dann kehren auch die Pleopoden allmählich wieder in ihren gewöhnlichen Ruhezustand zurück.

Durch solche Beobachtungen gewinnen die »rhythmischen Kontraktionen«, welche »der Enddarm« nach Bepler »ausführt«, eine ganz andre Beleuchtung. Wenn Bepler ferner schreibt (S. 40): »Bei der Ausdehnung füllt sich der Enddarm mit derselben Flüssigkeit, die auch sonst die Atmung vermittelt,« so muß das als ein beträchtlicher Irrtum erklärt werden. Abgesehen davon, daß meine genannten Beobachtungen eine ganz andre Erklärung liefern, kann mit »derselben Flüssigkeit« doch nur der Saft der Pleopodendrüsen gemeint sein. Ich betonte aber schon, daß derselbe nur spärlich abgesondert wird. Es ist ferner absolut unverständlich, weshalb der Enddarm diesen den Pleopoden so notwendigen Saft ihnen entziehen sollte!

In einem neuen Lichte erscheinen auch die von Herold entdeckten »Linien von Skulpturschuppen mit haarartigen Fortsätzen« (S. 507), welche er »an der Dorsalseite des 5. Außenastes von *Oniscus*« beschrieben hat und (S. 520) »als Reusenapparat gegenüber den Exkrementen« erklärt. So einleuchtend das auch zunächst zu sein scheint, so kann ich mich dieser Ansicht nicht oder doch nur teilweise anschließen, weil die Fäces, wie jeder Isopodenbeobachter leicht feststellen kann, stets in Form abgeplatteter, kompakter Stücke ausgestoßen werden und außerdem vorn an den Uropodenpropoditen bereits ein bürstenartiger Haarbesatz angebracht ist, der zu dem Schutze gegen eine etwaige derartige Verunreinigung vollkommen genügt.

Der Reusenapparat an den 5. Exopoditen dient vielmehr dazu, das Wasser oder überhaupt die Flüssigkeit, welche in der eben geschilderten Weise in den Pleopoden hin und her wogt und auch gegen und von dem After strömt, zu filtrieren, denn bei der Aufnahme und Abgabe derselben durch den Enddarm könnten von diesem oder auch von den Uropoden aus allerdings sonst kleine Fremdkörper zwischen die empfindlichen Pleopoden geraten. (Man vergl. hinsichtlich der Reusen auch das 8. Kapitel.)

Im vorigen habe ich gezeigt, wie Landasseln in der Luft künstlich zu vorübergehender Kiemenatmung veranlaßt werden können. Jetzt handelt es sich noch um den Nachweis, daß solche Kiemenatmung in der Luft auch von den Asseln selbst freiwillig herbeigeführt wird.

Einen *Oniscus murarius* hatte ich nachmittags um 4 Uhr beiderseits die Exopodite der 3.—5. Pleopoden entfernt, wobei nur eine mäßige Blutung eingetreten war. Abends 9 Uhr fand ich dieses in eine Glaskapsel auf nasses Fließpapier gesetzte Tier mit Pleonbewegungen beschäftigt, und zwar vollführte es mit dem ganzen Pleon wippende Bewegungen in regelmäßigem Rhythmus, 24mal in einer Minute, bei 15° R. Mit dem Ende der beiden dicht aneinander gelegten Uropodenendopodite wurde bei jeder Senkung des Pleon der nasse Untergrund berührt, und unter der Lupe läßt sich genau feststellen, daß diese Enden mit jedem Stoß in ein Tröpfchen sich einsenken.

Den *Oniscus* brachte ich alsdann in eine andre Glaskapsel und setzte ihn auf trockenes Fließpapier, um festzustellen, ob er etwa Wasser abgeben würde. Dies geschah aber durchaus nicht, trotz längerer Beobachtung. Dagegen konnte ich unter der Lupe sehr schön verfolgen, daß die rhythmischen Bewegungen des Pleon noch fortgesetzt wurden, obwohl der Drehungswinkel des Pleon viel kleiner geworden war, damit die Uropodenendopodite nicht mehr die Unterlage berührten. Diese kürzeren Drehungen dienten ausschließlich dazu, den Sauerstoff des schon vorher aufgenommenen Wassers einzuatmen, denn eine Flüssigkeitsmenge rollte bei jeder Pleonbewegung zwischen den 1. und 2. Exopoditen und deren Grundteilen und hinter ihnen von vorn nach hinten und wieder zurück, so daß sich mir das Bild eines modifizierten Fächelns darbot.

Hiermit habe ich den Beweis erbracht, daß *Oniscus* vermittels der zusammengelegten Uropodenendopodite, welche innen abgeplattet und zugleich ausgehöhlt, an den Rändern aber beborstet sind, daher eine Röhre darstellen, Wasser aufzusaugen vermag.

Durch Capillarität gelangt aber das Wasser nicht nur in die Röhre der Halbrinnen der beiden Uropodenendopodite, sondern wird von diesen auch weitergeleitet, einerseits in den Enddarm, anderseits in die Pleopoden, deren Exopodite gerade zu diesem Zwecke nach hinten in Zipfel ausgezogen sind. Die Zipfel der 5. Exopodite berühren gerade das Vorderende der Uropodenpropodite.

Als ich den zwischendurch auf trockenes Fließpapier gebrachten *Oniscus* wieder auf nasses Fließpapier setzte, begannen die geschilderten wippenden Pleonbewegungen mit Berührung des Nassen durch die Uropodenendopodite von neuem. Ein gleichzeitig in demselben Glase gehaltener andrer *Oniscus*, dem keine Pleopodenteile genommen waren, vollführte keine Pleonbewegungen. Daß aber gerade das der 3.—5. Exopodite beraubte Tier ein so großes Bedürfnis nach Kiemenatmung zeigte, ist durchaus begreiflich unter der Annahme, daß diese entfernten Exopodite einen Teil der normalen Atmung besorgen.

Obwohl mir von vornherein kein Zweifel aufsteigen konnte, daß die hier zunächst an einem operierten *Oniscus* gemachten Pleonbewegungen und die Kiemenatmung in der Luft (welche letztere oben ja auch schon künstlich für *Porcellio* herbeigeführt und besprochen wurde) ganz natürliche Erscheinungen und wichtige Faktoren im Leben vieler Landasseln sind, so war es doch sehr erwünscht, diese Erscheinungen auch unter ganz natürlichen Verhältnissen, d. h. unter Bedingungen, wie sie in der freien Natur in zahllosen Fällen vorkommen, festzustellen.

Deshalb setzte ich drei Stück unverletzte *Porcellio scaber* während 12 Stunden zwischen zwei Glasschalen und hielt sie in der trockenen und warmen Zimmerluft, um sie für Feuchtigkeit empfänglich zu machen.

Am andern Tage wurden sie in eine Glaskapsel gebracht, deren Boden mit nassem Fließpapier bedeckt war. Anfangs wanderten sie umher, ohne etwas Auffälliges zu zeigen. Nach kurzer Zeit aber trat im wesentlichen dasselbe Spiel ein, welches ich oben von *Oniscus* beschrieben habe, d. h. die Pleopoden machten wogende Bewegungen der Kiemenatmung, nachdem durch wiederholtes Eintauchen der Uropodenpropodite in die nassen Stellen des Fließpapieres ein angemessenes Quantum Wasser aufgesogen worden war. Die wippenden Bewegungen des Pleon sind bei *Porcellio scaber* viel schwächer als bei dem obigen *Oniscus*, d. h. der Drehungswinkel ist kleiner, doch muß berücksichtigt werden, daß dem geschilderten *Oniscus* durch das Fehlen der 3.—5. Pleopodenexopodite das Aufsaugen des Wassers erschwert worden ist. Bei *Porcellio* u. a. werden übrigens die Uropodenendopodite keineswegs ständig zusammengelegt, sondern gewöhnlich getrennt getragen. Wiederholt konnte ich aber beobachten, wie das Tier sie dicht aneinander preßte, wenn es Wasser aufsaugen wollte.

Was diese wichtige Rolle der Uropodenendopodite für das Leben der Landasseln zu bedeuten hat[1], kann man sich leicht ausmalen, werden sie doch durch dieselben instand gesetzt, bei jedem Regenschauer ihre Atmung durch Aufnahme frischen Wassers zu steigern und zugleich dem Enddarm einen neuen Wasservorrat zuzuführen.

Indem bisher sämtliche Autoren die Physiologie der Uropodenendopodite verkannt haben, mußte sich schon daraus eine große Lücke in der Beurteilung der Atmungsverhältnisse der Landasseln ergeben.

Der Typus der bei *Oniscus* und *Porcellio* vorkommenden Uropodenendopodite, also schlanke Stäbe, welche als zwei innen mehr oder weniger rinnenartig ausgehöhlte Hälften ein unvollständiges Rohr zusammensetzen, gilt für die Mehrzahl unsrer Landasseln, namentlich Onisciden und Porcellioniden. Bei *Armadillidium* kommt zwar keine eigentliche Röhre zustande, da aber die Uropodenendopodite innen vollkommen abgeplattet, an den Rändern bewimpert und dicht zusammengerückt sind, so zeigen sie sich dennoch zur Wasseraufnahme fähig und schließen sich überhaupt im wesentlichen an die ebengenannten Familien an. Bei *Armadillo* ist die Position der Uropodenendopodite gegenüber den vorigen Formen auch noch unverändert, nur ihre auffallende Abkürzung, welche bewirkt, daß sie weit hinter dem Telsonhinterrand zurückbleiben, zeigt sie weniger in Anspruch genommen, entsprechend dem oben erörterten Umstande, daß die Pleopoden im Wasser nicht mehr gefächelt werden. Bei *Syspastus*, wo die Kiemenatmung völlig fehlt, sind auch die stabförmigen Endopodite der Uropoden verschwunden. Eine bemerkenswerte Sonderstellung unter den Porcellioniden nimmt *Hemilepistus* ein. Diese in sehr dürren Steppen- und Wüstengebieten verbreitete Gattung besitzt zwar an den 3.—5. Pleopoden kräftige Endopodite, aber die Wassersaugfunktion der Uropodenendopodite ist offenbar verloren gegangen, da diese Organe dick und verhältlich kurz gestaltet sind und innen im Vergleich mit andern Porcellioniden weniger abgeplattet. Den primären Urzustand der Endopodite der Uropoden zeigen uns die Ligiiden, denn bei ihnen bleiben diese Organe so weit voneinander entfernt, infolge der weit getrennten Insertionen, daß sie für eine Wasseraufsaugung überhaupt nicht in Betracht kommen können. Der Vergleich mit den Ligiiden ist besonders bedeutsam, weil er uns einerseits zeigt, daß diese Tiere auch nach dieser Richtung streng an feuchte Umgebung gebunden sind, anderseits durch die Anpassung der Uropodenendopodite an den Zweck der Wasseraufsaugung bei den übrigen mehr sekundären Landasseln ein wichtiges Hilfsmittel gewonnen wurde, um sich auch in weniger feuchte Gebiete wagen zu können. Eine Mittelstellung zwischen den Ligiiden einerseits und den übrigen Landasseln anderseits nehmen die Trichonisciden ein, deren Uropodenendopodite einander zwar mehr oder weniger nahe gerückt sind, in ihrer Gestalt aber keine Anpassung an Wasseraufnahme erkennen lassen, indem sie gegen das Ende bald mehr bald weniger stark verjüngt sind und keine innere Abplattung besitzen. Ökologisch schließen sich die Trichonisciden den Ligiiden an.

---

[1] Die wahre Natur der Landasseln hätte Bepler gar nicht gründlicher verkennen können als mit seiner Ansicht (S. 19), daß »eine direkte Aufnahme von Wasser von außen gänzlich ausgeschlossen« sei.

5. Wie lange können Landasseln im Wasser leben?

Daß die Lebensdauer der verschiedenen Gattungen im Wasser eine sehr verschiedene sein muß, kann man schon aus den Gegensätzen folgern, welche in den vorigen Abschnitten mitgeteilt worden sind, d. h. aus der Verschiedenheit der Pleopodenbewegung, der Verschiedenheit des Anhaftens der Luft und dem verschiedenen Verhalten auf der Steininsel.

Gräve, Bepler und Herold unternahmen eine Reihe von Versuchen mit in Wasser gesetzten Landasseln, erzielten aber zum Teil widersprechende und jedenfalls keine Ergebnisse, die man als klar und überzeugend bezeichnen könnte. Ich will gleich darauf aufmerksam machen, daß zum Gelingen von Versuchen, die uns einen klaren und der Widersprüche entbehrenden, zugleich mit den sonstigen Verhältnissen der Atmung in Einklang stehenden Einblick in die Fähigkeit der Kiemenatmung in Wasser geben sollen, folgende Vorsichtsmaßregeln getroffen werden müssen:

1. dürfen nur gesunde und unverletzte Tiere benutzt werden;

2. solche, welche in der Gefangenschaft mit Nahrung versehen worden sind;

3. dürfen keine Häutungskandidaten benutzt werden, oder wenn man doch solche verwendet hat, muß das festgestellt werden, damit die Beurteilung solcher Individuen als anormaler zum Ausdruck kommt;

4. möge man die in der Brutperiode stehenden Asseln nicht benutzen, also namentlich keine Weibchen mit Eiern oder Embryonen. Es empfiehlt sich daher überhaupt, den Sommer als Versuchszeit zu vermeiden;

5. dürfen nicht einfach alle Asseln, die sich nicht mehr bewegen, als tot angesehen werden, sondern die dem Wasser entnommenen Bewegungslosen müssen auf Fließpapier gebracht werden, um festzustellen, ob sie nicht bloß in Ohnmacht gesunken oder eingeschlafen sind.

Gräve stellte für *Trichoniscus* und *Ligidium hypnorum* ein Verharren in Wasser bis zu $51^1/_2$ Stunden fest, brach aber den Versuch vorzeitig ab. Er hat sich jedoch schon davon überzeugt, daß »Tiere mit Embryonen« frühzeitig im Wasser zugrunde gehen. Überhaupt starben seine meisten Ligidien spätestens nach 45 Stunden, weil er eine »Durchlüftung« anwendete, die höchst unzweckmäßig ist, indem die Tiere dadurch im Wasser leicht umhergeschleudert werden, sich also nicht naturgemäß bewegen können.

Bepler, dessen unrichtige Anschauungen schon im vorigen erwähnt worden sind, geht von der falschen Voraussetzung aus, daß die Asseln im Wasser »sofort Unbehagen zeigen«, weil sie »heftig mit den Pleopoden fächeln«. Ich brauche wohl nur auf die im vorigen besprochenen Kugler hinzuweisen, die im Wasser wenig oder gar nicht fächeln, um festzustellen, daß gerade deshalb diese im Wasser weit eher Grund zum »Unbehagen« haben.

Bei allen Versuchen machte Bepler den Fehler, »einen permanenten starken Luftstrom« durch das Wasser zu jagen, was diesen allem fließenden Wasser abholden Tieren nur das Leben künstlich verkürzte. Als dann eine Dextrinlösung in Anwendung kam, wunderte er sich darüber, daß diese ein scheinbarer Lebensverlängerer sein sollte. Er sagt S. 18: »Bei *Ligidium* ist es mir sogar gelungen, Tiere über eine Woche in der Flüssigkeit am Leben zu erhalten.« Hieraus zog Bepler weitere unrichtige Schlüsse, die schon oben besprochen worden sind.

Auch Herold hatte keine günstigen Erfolge, obwohl er mit sechs verschiedenen Arten experimentierte, wobei jedoch gerade die extremsten Gattungen fehlen, nämlich die Kugler und *Ligidium*. Er benutzte 18 Isopoden, von denen nach zwei Tagen noch drei Stück lebten, über die aber keine weiteren Angaben gemacht worden sind.

Daß diese Überlebenden zu *Cylisticus* und *Porcellio scaber* gehörten, war ein Umstand, der eine Nutzanwendung noch besonders erschwerte.

Meine eigenen Versuche wurden stets mit gewöhnlichem Leitungswasser (ohne jede Durchlüftung) ausgeführt und die Tiere in Glaskapseln eingetaucht. Die Zimmertemperatur betrug bei Tage 13—15, nachts 8—12° R. Ich benutzte *Ligidium hypnorum* und *germanicum*, *Hyloniscus vividus*, *Oniscus murarius*, *Cylisticus convexus*, *Porcellio scaber*, *pictus* und *balticus*, *Armadillidium portofinense* und *Armadillo officinalis*.

13. XI. in Wasser zwei *Ligidium hypnorum*, zwei *germanicum* und ein *Hyloniscus vividus*. Trotz des Glasbodens laufen die Tiere meist aufrecht über ihn hin. Rennt ein *Ligidium* über den *Hyloniscus*, dann vollführt er bisweilen plötzliche, sprunghafte Bewegungen. Im ganzen aber bewegen sich die Ligidien im Wasser anhaltender als jener. Von einem eigentlichen Schwimmen ist natürlich nicht die Rede, sondern diese Asseln laufen über den Grund ähnlich wie auf dem Lande, nur wird ihre Bewegung durch das schwerere Element verlangsamt. Ein *L. germanicum*, welches am 14. starb, stellte sich häutungsbeflissen heraus. 15. XI. starb abends ein *L. hypnorum*, 16. XI. morgens das andre *germanicum*, welches ebenfalls vor Häutung stand. 21. XI. morgens starb das andre *L. hypnorum*, während der *Hyloniscus* zwar tagelang eingekrümmt auf dem Rücken lag und sich manchmal in einem schlafartigen Zustand zu befinden schien, auf mehrfache Berührung aber unter lebhaftem Krabbeln der Beine erwachte. Noch nach vier Wochen war das Tier sehr lebhaft[1].

15. XI. in Wasser je drei *Ligidium hypnorum* und *germanicum*. Die letzteren drei waren alle schon nach etwa 20 Stunden tot, standen aber alle vor Häutung. Die *hypnorum* waren 19. XI. noch alle sehr lebhaft, zwei starben am 20. XI., der letzte erst am 25. XI.

Ein *Oniscus murarius* 12. XI. nachmittags 3 Uhr 15 Min. in Wasser gesetzt, ist am 13. XI. nachmittags 4 Uhr noch lebhaft, aber um 6 Uhr bewegungslos und auch ohne Atembewegungen. Erst nach Reizung zucken noch einzelne Glieder. Am andern Morgen war das auf Fließpapier gesetzte Tier wieder ganz normal und lief lebhaft umher.

---

[1] Am 28. XI. morgens 9 Uhr nach einer kalten Nacht, im Zimmer + 7° R., fand ich den *Hyloniscus* vollkommen eingeschlafen, wobei der Körper stark eingekrümmt und die Beine angezogen waren. Auch wiederholtes Schütteln und Drehen des Wassers erweckte ihn nicht. Erst nach mehrfachen Berührungen mit der Pinzette begannen die Gliedmaßen sich zu regen, und als das Zimmer erwärmt wurde, begann auch der *Hyloniscus* wieder lebhafter zu werden. Anfang Dezember überführte ich das Tier in den weiterhin genannten Behälter mit Sandboden. Hier hielt es sogar noch aus, als das Wasser etwas übelriechend geworden war, weil ich die beiden letzten Ligidien, die darin starben, zwei Tage hatte liegen lassen.

Drei *Oniscus* 15. XI. abends 9 Uhr in Wasser gesetzt, sind 16. XI. morgens 10 Uhr bewegungslos, machen abermals auf Reizung schwache Beinbewegungen und haben sich bis zum Abend völlig wieder erholt.

Im Gegensatz zu diesen Erwachsenen zeigten sich acht Junge von nur 4 mm Länge (mit sieben Beinpaaren) im Wasser weniger widerstandsfähig.

14. XI. abends 9 Uhr in Wasser gebracht, sind am 15. XI. morgens 11 Uhr schon vier Stück tot, von drei andern, die auf Fließpapier gebracht wurden und noch schwache Beinbewegungen zeigten, blieb trotzdem nur ein Stück am Leben. Das letzte noch bis 2 Uhr im Wasser belassene Junge erholte sich gleichfalls wieder.

Zwei *Cylisticus* 20. XI. morgens $^1/_2$11 Uhr in Wasser, laufen abends 7 Uhr beide langsam am Grunde umher und atmen, um 9 Uhr das eine ebenfalls, während das andre Tier nur noch nach Berührung sich schwach bewegt, desgleichen um 11 Uhr. Trotzdem starben beide Tiere, als sie auf Fließpapier gebracht worden waren.

Fünf *Porcellio scaber* 21. XI. mittags 12 Uhr eingetaucht. Schon um $6^3/_4$ Uhr ist ein Stück, um $9^1/_4$ abends ein zweites bewegungslos; diese beiden auf Fließpapier gebracht, erholten sich vollständig wieder, ein drittes, um 11 Uhr regungsloses Tier war tot. — 22. XI. morgens 10 Uhr wurden die beiden letzten, von denen sich nur eines noch schwach bewegte, auf Fließpapier gebracht, nur das letztere erholte sich wieder.

Ein *Porcellio pictus* 21. XI. nachmittags 3¼ Uhr in Wasser zeigte am 22. XI. morgens 10 Uhr noch schwache Bewegungen und erholte sich bis zum Abend vollkommen wieder.

Drei *Porcellio balticus* 13. XI. mittags 12 Uhr in Wasser gesetzt, bewegen sich abends 10½ Uhr alle noch recht lebhaft und wandern aufrecht am Boden. 14. XI. morgens 10½ Uhr zeigten zwei Stück dasselbe Verhalten, wenn auch die Bewegungen langsamer geworden sind, während das dritte Stück bewegungslos daliegt. Letzteres auf Fließpapier gesetzt, hat sich vollkommen erholt. Abends 8 Uhr zeigt von den beiden ersteren *a* schwache Beinbewegungen und ziemlich lebhaftes Atmen, *b* keine Beinbewegungen und schwaches Atmen. 15. XI. morgens 9½ Uhr bewegt *a* die Beine nur noch bei Berührung und das Atmen ist sehr langsam geworden, *b* ist regungslos. Jetzt beide auf Fließpapier. Abends 9 Uhr hat sich *a* wieder erholt, *b* ist tot.

Vier *Armadillidium portofinense* 13. XI. morgens 11½ Uhr in

Wasser gesetzt. Abends 10½ Uhr ist ein Tier schon bewegungslos und erholte sich auch nicht wieder, die drei andern zeigen bei Berührung schwache Bewegungen, und 14. XI. morgens 9 Uhr sind sie alle bewegungslos. Auf Fließpapier gebracht, hat sich nur ein Tier wieder erholt.

Nochmals zwei *A. portofinense* eingetaucht 14. XI. morgens 10 Uhr. Abends ½9 Uhr ist *a* völlig regungslos, *b* bewegt die Beine schwach nach Reizung. Als ich beide auf Fließpapier brachte, rollte sich auch *a* halb zusammen, und beide widerstrebten dem Versuch, sie auszustrecken. Daher brachte ich beide nochmals ins Wasser. Abends ½11 Uhr wieder auf Fließpapier gelegt, ergibt sich *a* als tot, *b* krümmt sich abermals ein und erholte sich bis zum andern Morgen gänzlich.

Von vier *Armadillo officinalis* 12. XI. abends 8½ Uhr in Wasser gebracht, krochen am 13. XI. um 9 Uhr morgens drei noch umher, während sich das vierte nur noch bei Berührung einkrümmt. Um 12 Uhr mittags gibt letzteres noch sehr schwache Lebenszeichen von sich und dieses allein wird auf Fließpapier gebracht, worauf es sich vollkommen wieder erholte. Von den drei übrigen sind zwei um ½6 Uhr abends tot, während sich das andre noch deutlich einkrümmt. Um ½11 Uhr abends ist auch das letztere tot. Die *Armadillos* waren also nach zwölfstündigem Wasserleben alle noch lebhaft, nach 15 Stunden wurden sie schlaff, erholten sich aber wieder an der Luft, während sie bei einigen Stunden noch längeren Verweilens im Wasser abstarben. —

Die bisherigen 46 Stück Isopoden wurden alle in Glaskapseln gebracht, auf deren Boden sie sich auf dem Glase selbst befanden. Zum Vergleich unternahm ich noch zwei Versuche mit einer größeren Glasschale, deren Boden ich mit gut ausgeschwemmtem feinen Sande belegte und außerdem einige flache, rauhe Steine in den Sand einsenkte. Hierdurch wurde den Asseln Gelegenheit gegeben, sich am Boden des Gefäßes besser festzuhalten und infolgedessen auch bequemer umherwandern zu können.

Am 18. XI. morgens ½11 Uhr wurden unter diesen Umständen in Wasser gesetzt zwei *Ligidium hypnorum*, zwei *L. germanicum* und zwei *Hyloniscus vividus*. Während die letzteren durchschnittlich ruhiger saßen, hin und wieder aber eine Strecke eilig fortliefen, wanderten die Ligidien viel umher, teils über den Sand, teils über die Steine, doch wurden letztere von allen drei Arten sichtlich bevorzugt, so daß bisweilen alle an einem Stein versammelt waren. Am 25. XI. morgens waren noch sämtliche Tiere lebhaft, erst am Abend starb ein *Lig. germanicum* und ein *Hyloniscus*. Letzterer hatte sein Häutungsbedürfnis schon einige Tage durch violette Farbe angezeigt. Am 27. XI. waren die vier übrigen noch vollkommen gesund und spazierten lebhaft umher, am 28. XI. ebenso, doch war morgens 9 Uhr ein *hypnorum* gestorben mit Anzeichen der bevorstehenden Häutung der Vorderhälfte. Am 6./7. XII. starb der zweite *Hyloniscus*. 7. XII. waren beide Ligidien noch lebhaft, starben aber am 8. XII. —

25. XI. nachmittags 3¼ Uhr brachte ich in Wasser mit Sandboden und Steinen fünf *Porcellio scaber* und zwei *P. pictus*. Abends 9½ Uhr wurden zwei *scaber* und ein *pictus* auf Fließpapier gebracht, wobei sich erstere noch schwach bewegten, letzterer nicht mehr. Alle drei erholten sich wieder.

26. XI. morgens 10 Uhr die vier übrigen auf Fließpapier, wobei nur noch ein *scaber* schwache Bewegungen zeigte. Letzterer war von ihnen der einzige, welcher sich wieder erholte. — 28. XI. morgens 11 Uhr in Wasser sechs *P. scaber*: Abends 11 Uhr schon alle bewegungslos, 29. XI. morgens 9 Uhr alle leblos. —

Die Benutzung eines Untergrundes von Sand und Steinen scheint also bei *Ligidium* und *Hyloniscus* die Dauer des Wasserlebens zu begünstigen, während sie bei *Porcellio* keinen Einfluß ausübt.

Es ergibt sich somit für die mehr als 60 im Wasser beobachteten Landasseln folgende Übersicht, bei welcher nur einige dicht vor Häutung stehende Ligidien unberücksichtigt bleiben:

9 Ligidien[1] lebten im Wasser 76 Tage, also im Durchschnitt 8½ Tage,

3 *Hyloniscus* lebten im Wasser 53 Tage, also im Durchschnitt 17½ Tage.

Dagegen erreichten alle übrigen Arten noch keine drei Tage Wasserleben, und zwar verhielten sie sich also:

Oniscus murarius; 1 Erwachsener[2], 27 Stunden im Wasser, lebte wieder auf.

3 Erwachsene, 14 Stunden im Wasser, kamen schnell wieder zu sich.

Von 8 Jungen waren nach 14 Stunden 6 Stück tot, 1 erholte sich wieder.

Nach 17 Stunden: 1 Stück erholte sich wieder.

---

[1] Es sei nochmals betont, daß im Gegensatz zu den Tracheenbezirke führenden Asseln Ligidien, die sich im Wasser nicht mehr bewegten, nie wieder erholten.

[2] Da dieser *Oniscus* keinerlei Bewegungen mehr machte, folgt, daß nur wenige Stunden längeren Verweilens im Wasser, gemäß den Erfahrungen bei andern Arten, den Tod zur Folge gehabt haben würden.

2 *Cylisticus convexus* lebten in Wasser höchstens 11 Stunden.

Porcellio scaber (mit zwei Paar Trachealbezirken!):
1 Stück starb nach 11 Wasserstunden
2 » starben » 18¾ »
7 » » » 22 » sämtlich.

Dagegen erholten sich wieder 2 Stück nach 6¼ Wasserst.
» » » 1 » » 7 »
» » » 1 » » 9 »
» » » 1 » » 18¾ »
» » » 1 » » 22 »

Porcellio pictus (mit zwei Paar Trachealbezirken!):
1 Stück erholte sich nach 6¼ Wasserstunden
1 » » » » 19 »
1 » starb » 18¾ »

Porcellio balticus (mit fünf Paar Trachealbezirken!):
1 » erholte sich nach 22½ Wasserstunden
1 » » » » 45½ »
1 » starb » 45½ »

Armadillidium portofinense:
1 Stück erholte sich nach 12½ Wasserstunden
1 » » » » 21½ »
1 » starb dagegen nach 11 Wasserstunden
1 » » » 12½ »
2 » starben » 21½ »

Armadillo officinalis:
1 Stück erholte sich nach 15½ Wasserstunden
2 » starben » 21 »
1 » starb » 26 »

Im Hinblick auf diese Versuche, die zahlreicher sind als die aller meiner Vorgänger zusammengenommen, muß ich nochmals daran erinnern, daß nach Bepler im Wasser »nach Verlauf von etwa 5 Stunden gewöhnlich (!) der Tod eintritt«. Tatsächlich habe ich einen solchen Fall überhaupt niemals beobachtet, die Zusammenstellung lehrt vielmehr, daß sämtliche benutzten Isopoden allermindestens 10 Stunden im Wasser aushalten können, ohne zu sterben. Erwägt man, daß zahlreiche als Wasserbewohner allgemein bekannte Tiere nach viel kürzeren Zeitabschnitten regelmäßig zum Atmen sich an die Wasseroberfläche begeben müssen, so läßt sich nicht verkennen, daß die Asseln aller in Betracht gezogenen Gattungen gegen das Ertrinken eine außerordentliche Widerstandskraft bewahrt haben. Die Mehrzahl der Landasseln verdankt dieselbe dem Umstand, daß die Kiemen jederzeit als solche mehr oder weniger intensiv wieder in Tätigkeit treten können, während die ausgesprochensten Luftatmer, bei welchen das nicht mehr der Fall ist, wie wir oben gesehen haben, einen gewissen Luftvorrat mit ins Wasser herunternehmen. Somit besitzen alle Landasseln, einerlei ob ihnen Kiemen zukommen oder nicht, die Fähigkeit, sich aus stehendem oder langsam fließendem Wasser auch bei mehrstündigem Aufenthalt in demselben leicht wieder in die Luft emporzuarbeiten.

Dagegen in stärker bewegtem Wasser werden sie häufig zugrunde gehen, weil sie sich gegen Strömungen nicht halten können, da ihnen die hierfür erforderlichen Klammerorgane fehlen. Am ehesten vermögen sie sich im Wasser noch an der Oberfläche rauher Steine festzuhalten. Bringt man in einen Glasbehälter, in dessen Wasser sich die Asseln auf Sandboden und Steinen befinden, die Wassermasse nur ein wenig ins Schwanken, dann werden die meisten Tiere mitgerissen, und nur einzelne halten sich an Steinen fest. Die Schwäche gegenüber dem fließenden Wasser ist zweifellos ein Hauptgrund, weshalb man in der Nähe von Flüssen und Bächen nur selten Landasseln antrifft.

Einen gewaltigen Unterschied im Verhalten gegen Wasser haben meine Versuche insofern ergeben, als die der Trachealbezirke gänzlich entbehrenden Ligiiden und Trichonisciden, die leicht 2 Wochen und noch länger im Wasser leben können, sich damit als wirkliche Wassertiere zu erkennen geben, während für alle übrigen das Wasserleben nur einen Notbehelf darstellt. Da wir nun aber die Ligiiden und Trichonisciden doch meistens auf dem Lande antreffen, müssen wir sie als amphibische Isopoden bezeichnen. Diese Familien stellen sich aber nicht nur morphologisch, sondern in diesem Verhalten gegen Wasser auch biologisch als die Vorläufer der eigentlichen Landasseln dar. Ihrer Vertrautheit mit dem Wasser entsprechend können Ligiiden und Trichonisciden nur an oder in der Nähe dauernd recht feuchter Orte existieren und besitzen daher keine Stäbchen zum Wasseraufsaugen. Bei den eigentlichen Landasseln dagegen sind die Uropodenendopodite meistens in Stäbchen umgestaltet, die ein Aufsaugen von Wasser bei Bedarf leicht ermöglichen.

Was nun das Ausharren der echten Landasseln in Wasser betrifft, so zeigen die Versuche nicht nur namhafte individuelle, sondern auch örtliche Verschiedenheiten. Die individuellen Verschiedenheiten sind aus schon besprochenen Gründen begreiflich, auch spielt die größere oder geringere Luftmenge, welche die Tiere mit herunternehmen, eine nicht unbeträchtliche Rolle.

Einen interessanten artlichen Gegensatz habe ich insofern festgestellt, als *Porcellio balticus* und *Oniscus murarius* (wenigstens als Erwachsene) länger als 24 Stunden im Wasser aushalten können, während die übrigen Formen ein Ausharren von 24 Stunden nie erreichten, sondern bald mehr bald weniger beträchtlich hinter dieser Zeit zurückblieben. Besonders beachtenswert ist aber nach dieser Richtung der Gegensatz der mit 5 Paar Trachealbezirken ausgerüsteten *Porcellio balticus* einerseits und der *Porcellio scaber* und *pictus* anderseits, welche nur zwei Paar Trachealbezirke besitzen. Weiter unten komme ich auf diesen Gegensatz wieder zurück und will jetzt nur hervorheben, daß sich *balticus* auch durch seine Schnellfüßigkeit vor jenen beiden Arten auszeichnet. Die längere Lebensdauer des *balticus* in Wasser ist aber um so mehr überraschend, als er wie oben besprochen wurde weniger Luftblasen ins Wasser mitnimmt.

Für die allgemeine Beurteilung des Wasserlebens der amphibischen Asseln und echten Landasseln kommt noch die Stärke des Hautskelettes in Betracht. Das dünne Hautskelet, wie es die Ligiiden und die meisten Trichonisciden besitzen, dürfte diesen Tieren an manchen Körperstellen eine Hautatmung gestatten, die bei den echten Landasseln infolge der größeren Dicke des Integumentes unmöglich ist. Aber auch unter den echten Landasseln treffen wir noch erhebliche Abstufungen hinsichtlich der Stärke des Kalkpanzers. Man kann sich hiervon am besten überzeugen, wenn man unter Ausübung eines gelinden Druckes Angehörige verschiedener Gattungen an den Truncusepimeren zwischen zwei Fingern festhält. Durch größere Biegsamkeit macht sich in solchem Falle namentlich *Oniscus* gegenüber *Armadillidium* und *Armadillo* auffallend bemerklich. Daß letztere infolge der Schwere ihres Panzers im Wasser sofort untersinken, besprach ich schon.

6. Die Bedeutung von Pleopodenamputationen für die Beurteilung der Atmungsweise.

Da bei den Landasseln die Trachealbezirke stets ihren Sitz in den Exopoditen haben, so ist eine Entfernung derselben von Wichtigkeit, um aus den sich daraus ergebenden Folgen einen Schluß auf die physiologische Wertigkeit dieser Organe ziehen zu können.

Auf Amputationen der Endopodite habe ich dagegen verzichtet, weil deren Funktionen ohnehin durch andre Beobachtungen ausreichend klargestellt werden, außerdem bei ihrer Entfernung viel leichter unerwünschte und daher störende Verletzungen andrer Organe eintreten, als bei den offener gelegenen Exopoditen, deren Amputation seltener eine unliebsame Nebenwirkung erzeugt.

Indessen muß auch bei den letzteren möglichst große Vorsicht gebraucht werden, wenn die Versuche von Wert sein sollen. Die von Bepler beschriebene Art der Behandlung der zu operierenden Asseln, nämlich Festlegung »in einen Hohlschliff« und Bedeckung von »Kopf und Thorax mit einem Objektträger« würde ich nur bei kleinen Formen anwenden. Viel vorteilhafter ist es (und dieser Methode bediente ich mich ausschließlich), die Tiere an den Truncusepimeren zwischen zwei Fingern der linken Hand einzuklemmen, unter dem Binocular in beste Sehweite zu stellen und dann mit der rechten Hand eine feine Insektennadel zu führen. Die Nadelspitze wird vorsichtig unter ein Exopodit geschoben und dieses nach außen umgeklappt, worauf man die Anwachsungsstelle nach außen abdrückt. Hierbei wird der festere Unterrand der Verbindung plötzlich zerrissen und dieser zieht den dünneren Oberrand leicht mit. Es ergaben sich hinsichtlich der Stärke der Blutung sehr beträchtliche Unterschiede, die ebenfalls für die Beurteilung der physiologischen Rolle der betreffenden Exopodite wichtig sind. Hierbei muß aber berücksichtigt werden, ob die Exopoditamputation normal verlaufen ist. Andernfalls kann durch Verletzung eines Nachbarteiles eine anormal starke Blutung entstehen. Tritt nur eine schwache Blutung ein, so ist dieselbe ohne weiteres überzeugend dafür, daß das betreffende Exopodit nichts Außergewöhnliches zu leisten hat. Bei starker Blutung dagegen muß festgestellt werden, ob dieselbe Regel oder Ausnahme ist. Jedenfalls sind aber die bei Amputationen auftretenden Blutungen für die Stärke des Blutstromes viel überzeugender als die Beobachtungen des Laufes der Blutkörperchen am lebenden Objekt, weil bei denselben infolge der meistens geringen Durchsichtigkeit der Organe die Beobachtung sehr beschränkt ist. Hat man von einer Art einmal mehrere Individuen amputiert, dann läßt es sich leicht feststellen, wenn eine Operation nicht normal verläuft und das durch ungewöhnliche Blutung anzeigt.

Es liegt von vornherein auf der Hand, daß im allgemeinen Exopodite mit schmälerer Basis bei der Abtrennung weniger bluten werden als solche, welche breiter angewachsen sind. Die breitere Anwachsung und stärkere Blutung aber bezeugen, daß den betreffenden Exopoditen eine größere physiologische Bedeutung zukommt.

Die erheblichen Verschiedenheiten der Blutung im Zusammenhang mit der geringeren oder größeren Breite der Exopoditenwurzel sind bisher gar nicht berücksichtigt worden.

Die vorsichtige Behandlung der Untersuchungsobjekte ist nicht nur für das entsprechende Ergebnis von Bedeutung, sondern sie vermindert auch den Schmerz der Tiere. Daß die Asseln aber einen solchen bei den Amputationen empfinden, bezeugen sie namentlich durch die abwehrenden Bewegungen des 7. Beinpaares.

Für manche Untersuchungen scheinen die Tiere leider nur »Material« zu sein, das nach Belieben schonungslos mißhandelt wird. Wem aber die Natur etwas Hohes und Heiliges ist, der wird auch jedes der kleinen meistens so verachteten Wesen mit so viel Anteilnahme betrachten, daß er es möglichst schonend behandelt.

Zur vorsichtigen Behandlung der operierten Asseln gehört folgendes: Um eine Infektion durch Pilzkeime oder Bakterien möglichst zu vermeiden, dürfen die Tiere mit ihren frischen Wunden nicht in ihre gewöhnlichen Behälter zurückgebracht werden, sondern in tadellos saubere leere Glaskapseln, in welche man nur ein befeuchtetes Stück Fließpapier einlegt. Die Glaskapseln werden durch einen möglichst eingeschliffenen Deckel abgeschlossen. Erst wenn die Amputierten mindestens 3 Tage für Wundheilung also verbracht haben, können sie wieder in Behälter mit Erde oder Sand versetzt werden.

Meine Amputationsversuche sollten hauptsächlich die physiologische Bedeutung der Trachealbezirke klarstellen, deshalb habe ich auf Versuche mit Ligidien von vornherein verzichtet, während mir größere Trichonisciden nicht lebend zur Verfügung standen, die kleineren Arten aber für Amputationen überhaupt zu empfindlich sind.

Bepler schreibt über seine »Versuche mit Amputationen« folgendes (S. 35): »Duvernoy und Lereboullet hatten an *Porcellio* einige Versuche mit Amputationen von Außenästen gemacht und waren dabei zu dem Resultate gekommen, daß der Verlust sämtlicher Außenäste mit weißem Körper stets den Tod der Tiere zur Folge hat, daß aber der Verlust sämtlicher Außenäste ohne weißen Körper meistens keine bemerkenswerten Nachteile für die Tiere hat.«

Bepler ist über seine eigenen Versuche berichtend insofern unklar, als er bald von »Pleopoden«- bald von »Außenästen«-Amputationen spricht, so daß man im Zweifel bleiben könnte, ob er wirklich die ganzen Pleopoden entfernte oder sich nur einer unklaren Ausdrucksweise bediente. Übrigens spricht er lediglich von *Porcellio* (womit offenbar *P. scaber* gemeint ist), ohne andre Gattungen zu berücksichtigen, und wendet zum Teil wieder die überflüssige Dextrinlösung an. Schließlich kommt er aber zu einem mit Lereboullet teilweise übereinstimmenden Schluß: »Die Wegnahme sämtlicher äußeren Pleopoden (recte Exopodite!) ohne weißen Körper hat auch nach meinen Beobachtungen meistens keinen großen Nachteil für die Tiere. Drei *Porcellio* waren 14 Tage nach dieser Verstümmelung noch vollkommen wohl und munter.«

Da hier die Bezeichnung »Pleopoden« ganz offenkundig falsch statt Exopodite angewendet worden ist, darf man schließen, daß überall mit »Pleopoden« die Außenäste allein gemeint gewesen sind.

Bepler schreibt auf S. 36: »Zunächst entfernte ich Individuen von *Porcellio* nacheinander die Außenäste mit weißem Körper. Sämtliche Tiere zeigten sich vier Wochen nach der Fortnahme dreier solcher Pleopoden (recte Exopodite!) noch vollkommen gesund und kräftig. Nach Wegnahme des vierten Pleopoden (recte Exopodit!) trat aber der Tod nach mindestens 30 Stunden ein.« —

Es ist sehr zu bedauern, daß hier nicht die *Porcellio*-Art angegeben worden ist, weil sich je nach der Ausbildung der Trachealbezirke die *Porcellio*-Arten physiologisch verschieden verhalten. Um *rathkei* kann es sich nicht gehandelt haben, vermutlich aber um *scaber*.

Die Versuche von Herold mit *Porcellio scaber* nützen uns auch nicht viel, weil er einerseits »Innen- und Außenäste« nur an den 3.—5. Pleopoden entfernte und den Gegenversuch mit Entfernung der 1. und 2. unterließ, anderseits keinen andern Landisopoden zum Vergleich herangezogen hat.

Meine eigenen Versuche ergaben folgendes:

I. *Porcellio scaber*: 20. XI. morgens 11¼ Uhr wurden die 1. und 2. Exopodite bei starker Blutung entfernt. Abends 7 Uhr lebte das Tier noch und wanderte langsam umher, war aber schon um 9 Uhr abends tot. 21. XI. nachmittags ¼ vor 3 Uhr wurden einem zweiten *scaber* bei schwächerer Blutung die 1. und 2. Exopodite entfernt. 6½ Uhr abends läuft er langsam, um 9 Uhr ebenso. 22. XI. morgens 10 Uhr und mittags 2¼ Uhr beobachtete ich noch schwache Beinbewegungen, aber das Tier läuft nicht mehr umher. Abends 6 Uhr gleichfalls tot. 21. XI. nachmittags 3 Uhr wurden einem dritten *scaber* die 1. und 2. Exopodite genommen bei starker Blutung. 6½ Uhr abends liegt er auf dem Rücken und bewegt sich umgewendet nur sehr schwach vorwärts, 11 Uhr abends bewegen sich einige Glieder nur noch wenig. 22. XI.

morgens 9 Uhr tot. Die Entfernung der beiden Paare von Trachealbezirken hat also bei *scaber* nach 8½—24 Stunden den Tod zur Folge.

Im Gegensatz hierzu stehen die weiteren Experimente, bei welchen dem *scaber* stets die 3.—5. Exopodite entfernt wurden, die 1. und 2. aber unverletzt blieben.

Zwei Männchen am 21. XI. um 3¼ Uhr operiert bei ziemlich starker Blutung, wobei die Leibesflüssigkeit vor dem After in schwache rhythmische Bewegungen versetzt wurde. Beide Tiere zeigen sich aber von vornherein nach den Amputationen viel lebhafter als die eben besprochenen und rennen abends munter umher. Während des 22. und 23. XI. machten beide Tiere einen ganz gesunden Eindruck. Wenn sie am Mittag des 24. starben, so muß ich das darauf zurückführen, daß das Fließpapier leider zu trocken geworden war. Deshalb wurden 24. XI. nachmittags ½4 Uhr noch drei Weibchen amputiert. Bei allen erfolgte eine nur mäßige Blutung und zeigten sie hinterher dasselbe muntere Wesen wie die beiden Männchen. Diesen Weibchen hat die Operation nicht geschadet, sondern sie sind bis heute, d. h. nach mehr als 5 Wochen, gesund geblieben und verzehrten sie auch Teilchen der ihnen gebotenen Nahrung.

Es bezeugen also diese Versuche mit *scaber*, daß die tracheenlosen Exopodite ohne Lebensgefahr entbehrt werden können, während die tracheenführenden für das Leben dieser Tiere unentbehrlich sind.

Porcellio pictus fand ich für Amputationsversuche wenig geeignet, wenigstens wenn man nicht über besonders kräftige Individuen verfügt. Einem ♀ wurde nachmittags ½4 Uhr nur einseitig ein 2. Exopodit genommen, aber die Leibesflüssigkeit quoll so stark hervor, daß sie die Pleopoden überzog und die weitere Operation unterbleiben mußte. Am andern Morgen 10 Uhr bewegte sich das Tier noch schwach und starb am Mittag.

II. *Porcellio balticus;* 18. XI. morgens 11 Uhr wurden einem ♀ bei nur geringer Blutung die 1. und 2. Exopodite entfernt, 19. XI. morgens 11 Uhr auch die 3. und 4. Exopodite, ebenfalls bei schwacher Blutung. Das operierte Tier rennt lebhaft umher. 20. XI. morgens 10 Uhr unter denselben Verhältnissen die 5. Exopodite abgenommen. Auch hier traten die vorher regungslosen Endopodite bei Berührung mit der Leibesflüssigkeit in fächelnde Bewegung.

Einem zweiten ♀ wurden 18. XI. morgens ½12 Uhr rechts das 1.—5. Exopodit entfernt. Obwohl die Endopodite sorgfältig geschont wurden, war die Blutung doch ziemlich stark. 19. XI. morgens 11 Uhr links das 5. Exopodit entfernt, wobei die Blutung so stark war, daß kein weiteres Exopodit berührt werden durfte. Trotzdem macht das Tier am 20. XI. einen ganz gesunden Eindruck. Unter dem Binocular erscheinen alle Wundstellen vernarbt, während die Endopodite keinerlei Bewegung erkennen lassen. 21. XI. trat morgens bei Entfernung des linken 1. Exopodit abermals starke Blutung ein. Da das Tier am 22. XI. ganz lebhaft erschien, wurden 23. XI. morgens 10 Uhr links die noch übrigen 2.—4. Exopodite abgetrennt, wobei nur eine schwache Blutung erfolgte.

Einem ♂ wurde 22. XI. morgens 10½ Uhr das linke 1.—5. Exopodit genommen, bei ziemlich starker Blutung. 23. XI. morgens 10 Uhr rechts das 1.—5. Exopodit. Hierbei erfolgte wieder ein Wogen der von der Leibesflüssigkeit befeuchteten Endopodite. Das Tier überstand die Operation nur 24 Stunden, besaß aber im Gegensatz zu allen übrigen Versuchsobjekten einen Besatz von zahlreichen Milben, durch die es zweifellos geschwächt worden war. Die beiden weiblichen *balticus* dagegen ertrugen den Verlust ihrer sämtlichen Exopodite andauernd ausgezeichnet und bilden dadurch ein interessantes gegensätzliches Verhalten zu *Porcello scaber*. Sollte man nicht im Gegenteil meinen, daß *scaber*, weil er nur zwei Paar Trachealbezirke besitzt, deren Verlust eher ertragen würde als *balticus*, bei welchem sie an allen Exopoditen vorkommen! — Wir müssen uns jetzt daran erinnern, daß *balticus* nach den im vorigen Kapitel besprochenen Experimenten im Wasser viel länger aushält wie *scaber*. Dieser Umstand aber im Zusammenhang mit dem Ertragen des Verlustes aller Exopodite führt mich zu dem Schlusse, daß bei *balticus* einerseits die Endopodite eine größere Leistungsfähigkeit bewahrt haben, anderseits die Trachealbezirke weniger entwickelt sind, während umgekehrt bei *scaber* einerseits die Trachealbezirke größer sind und stärker ausgeprägt, anderseits die Endopodite in ihrer Funktion abgeschwächt. Wie schön die tatsächlichen Bauverhältnisse der Pleopoden von *scaber* und *balticus* diesem Gegensatz entsprechen, wird in einem späteren Kapitel besprochen.

Herold ist auf einem andern Wege zu einer Anschauung gekommen, die sich im besten Einklang befindet mit dem besprochenen physiologischen Gegensatz von *balticus* und *scaber*. Er schreibt nämlich S. 522:

»Wenn ich eine Vermutung über die Entwicklungstendenz der weißen Körper aussprechen darf, so will es mir scheinen, daß sie als

Ziel eine Hand in Hand mit der Einschränkung der Zahl gehende feinere Ausbildung des Baues haben. Die primitiver gebauten weißen Körper finden sich zu fünf Paaren (*Cylisticus*, einige *Porcellio*-Arten), die der höchstentwickelten Arten sind nur in der Zweizahl vorhanden.«

Die physiologischen Verhältnisse stehen also in einem unverkennbaren Zusammenhang mit den morphologisch-phylogenetischen; daraufhin mögen aber in Zukunft weitere *Porcellio*-Arten geprüft werden, zumal es noch keineswegs sicher ist, daß sich die besprochenen Gegensätze zwischen den Arten mit zwei und mit fünf Paar Trachealbezirken bei allen Porcellionen wiederholen werden.

III. *Oniscus murarius*: 24. XI. nachmittags 4 Uhr wurden einem ♂ die 3.—5. Exopodite entfernt bei nur mäßiger Blutung. Von den lebhaften rhythmischen Bewegungen des Pleons, welche sich an dem auf nassem Fließpapier sitzenden Tier abends beobachten ließen, war schon im vorigen die Rede. Das Tier blieb vollkommen lebensfähig.

16. XI. wurden einem zweiten ♂ die 1. und 2. Exopodite bei nur geringer Blutung abgenommen. Bei diesen Operationen geben die *Oniscus* ebenso wie *Porcellio* und *Armadillidium* regelmäßig das zähe in mehr als 2 cm lange Fäden ausziehbare Secret der an den Uropodenexopoditen ausmündenden Uropodendrüsen ab. 26. XI. morgens 11 Uhr wurden die 3.—5. Exopodite ebenfalls bei nur schwacher Blutung entfernt.

12. XI. nahm ich einem *Oniscus* ♀ die 1. und 2. Exopodite, 26. XI. morgens 11 Uhr auch die 3.—5. Exopodite, wiederum bei nur geringer Blutung. Beide aller Exopodite beraubten *Oniscus* zeigten sich so lebhaft, daß in ihrem Benehmen kein Unterschied gegenüber den unverletzten Individuen zu bemerken war. Diese Asseln schließen sich an *Porcellio balticus* mithin insofern an, als bei beiden das Leben durch die Entfernung aller Exopodite nicht entscheidend getroffen wird.

IV. *Armadillidium portofinense*: 13. XI. nachmittags 4 Uhr wurden an zwei Männchen die 1. und 2. Exopodite entfernt. Dies ist viel schwieriger als bei *Oniscus*, weil die Pleopoden im Vergleich mit denen von *Oniscus* und *Porcellio* nicht nur kleiner sind, sondern auch fester aufeinander liegen, namentlich aber mit breiterer Wurzel angewachsen sind und trotzdem sehr zart und hautartig. Der starken Anwachsung gemäß ist auch die Blutung viel stärker als bei *Oniscus*. 14. XI. morgens beide Männchen tot.

Man könnte nun zweifelhaft sein, ob diese Armadillidien infolge der starken Blutung starben oder wegen der Fortnahme der beiden ersten Exopoditenpaare! — Weitere Versuche haben jedoch ganz unzweideutig gezeigt, daß der Tod nicht infolge der Blutung eingetreten ist, weil ich eine ganze Reihe von Isopoden beobachtet habe, die sich nach einer entsprechend starken Blutung vollkommen wieder erholten.

Einem dritten *portofinense* ♂ wurde 15. XI. nachmittags 3 Uhr nur das linke 1. Exopodit abgenommen. Trotzdem erfolgte eine ebenso starke Blutung wie bei den beiden vorigen Individuen und stärker wie bei *Oniscus* nach Entfernung aller Exopodite. Dennoch starb dieses Tier nicht, sondern hatte sich bis zum 19. XI. vollkommen wieder erholt.

19. XI. morgens 11 Uhr wurde das linke 2. Exopodit entfernt, wobei so viel Leibesflüssigkeit hervorquoll, daß sie die halbe Unterfläche des Pleon überzog. 20. XI. morgens ½11 Uhr bei Entfernung des rechten 1. Exopodit abermals beträchtliche Blutung. Das Tier, welches jetzt also nur noch ein Exopodit mit Trachealbezirk besitzt, wanderte abends 9 Uhr langsam umher und zeigte sich 21. XI. abends 7 Uhr sogar lebhaft.

22. XI. morgens ½11 Uhr bei dem nur unvollständig gelungenen Versuch, auch das letzte Trachealexopodit zu entfernen, trat wieder so viel Flüssigkeit aus, daß sie unten das halbe Pleon bedeckte. Abends 6 Uhr tot. — Wäre das Tier an der Blutung zugrunde gegangen, so hätte das schon nach der 1. oder 2. Operation (den beiden ersten Individuen gemäß) geschehen müssen.

19. XI. morgens 11¼ Uhr wurden bei zwei Männchen die 3.—5. Exopodite entfernt, die 1. und 2. aber sorgfältig geschont. Die Blutung hierbei war im Vergleich mit den drei vorigen Tieren so auffallend gering, daß sich schon aus dieser Tatsache ergibt, wieviel geringer der Wert dieser Organe für das Leben der Tiere ist als der der 1. und 2. Exopodite. Beide überstanden die Operation ausgezeichnet, d. h. sie zeigten keine erkennbare Schädigung.

Aus den Versuchen an *Porcellio scaber* und *Armadillidium portofinense* folgt mit aller Deutlichkeit, daß die 1. und 2. Exopodite dieser Isopoden wegen des Besitzes der Trachealbezirke die für die Atmung derselben wichtigsten Organe sind.

V. *Armadillo officinalis*: Da sich bei dieser Form fünf Paar Trachealbezirke vorfinden, sie aber gleichzeitig zu den abgeleitetsten Landasseln gehört, ist also die Verminderung der Zahl der Trachealbezirke kein sicheres Kriterium für derivate Isopoden im allgemeinen, sondern nur da, wo in dieser Hinsicht gegensätzliche Formen einem engeren Verwandtschaftskreis angehören, wie innerhalb *Porcellio*.

Die Pleopoden von *Armadillo*, von welchen noch weiterhin die Rede sein soll, werden durch kantig vorragende Unterlappen der Epimeren mehr als bei den übrigen Isopoden von oben her schützend umfaßt, so daß sie ganz besonders versteckt liegen. Außerdem sind die 1. Pleopoden im Vergleich mit den übrigen verkleinert, besitzen aber trotzdem starke Trachealbezirke.

Es ist mir ferner aufgefallen, daß sich bei *Armadillo* zwischen den Pleopoden sehr wenig Feuchtigkeit befindet, weniger als bei den übrigen berücksichtigten Gattungen, d. h. die Pleopodendrüsen liefern nur wenig Secret, obwohl von einer Verkümmerung der Endopodite nicht die Rede sein kann. Der spärliche Drüsensaft harmoniert mit der im vorigen besprochenen Tatsache, daß bei *Armadillo* keine Pleopodenbewegungen im Wasser vorkommen. Eine Entfernung aller Exopodite muß daher bei *Armadillo* notwendig den Tod zur Folge haben. Ich beschränkte mich aber darauf, die größeren Exopodite abzunehmen.

Bei einem *Armadillo* (*a*) wurden 18. XI. mittags 12 Uhr die 2. und 3. Exopodite, und zwar erstere bei mäßiger Blutung entfernt. Als ich jedoch die letzteren abnahm, quoll ein großer Tropfen Leibesflüssigkeit hervor, die zugleich schwache und vorübergehende rhythmische Bewegung erkennen ließ. Nach der Amputation rollte sich das Tier (im Gegensatz zu *Armadillidium*) ein und sog das Blut mit den Mundwerkzeugen auf. Nach einigen Minuten lief es davon.

Ein zweites Tier (*b*) gab schon bei Wegnahme eines 2. Exopodit (mittags 12 Uhr) eine so gewaltige Flüssigkeitsmenge ab, die die Pleopoden unten ganz überzog, daß ein weiterer Eingriff unterbleiben mußte. Alsbald wurde bei der Einrollung wieder das Blut aufgeschlürft. Abends 9 Uhr konnte ich beide Tiere, vorsichtig entrollt, unter der Lupe prüfen und bereits die Wundenvernarbung feststellen. Am 19.—23. XI. zeigten beide Tiere ein normales Benehmen. 24. XI. mittags 2 Uhr wurde *a* das linke 4. Exopodit entfernt, worauf wieder die Flüssigkeit das Pleon unten überzog. *b* ergab dasselbe, als ihm das rechte 2. Exopodit genommen wurde. Da sich diese beiden *Armadillos* längere Zeit durchaus wohl befanden, beweisen sie also abermals, daß starke und sogar zweimalige starke Blutung nicht den Tod der Tiere zur Folge hat; *a* blieb außerdem auch im Besitz der Hälfte der Trachealbezirke lebensfähig.

7. Die Wasserleitung der Landisopoden.

Wir kommen hiermit nicht nur zu einer der merkwürdigsten Erscheinungen bei den Landasseln, sondern gleichzeitig auch zu Verhältnissen, die den bisherigen Forschern völlig entgangen sind.

Ich habe schon im 4. Kapitel mitgeteilt, daß wir durch Anbringung einiger Wassertröpfchen auf den Truncustergiten leicht künstlich ein Fächeln der Pleopoden erzeugen können, indem dieses Wasser an den Tergiten verschwindet und in kurzer Zeit zwischen den Pleopoden auftritt. Wie ist es aber möglich, daß dieses Wasser, auch wenn es auf das vorderste Tergit gestrichen wird, plötzlich unten am Pleon erscheint? —

Als ich mich statt des Wassers einer roten Flüssigkeit bediente, um durch den Farbstoff einen leichteren Überblick über das Verschwinden der Flüssigkeit zu gewinnen, bot sich mir, und zwar zunächst bei *Oniscus*, ein ganz überraschender Anblick dar. Es wurde also wieder an der Grenze des 1. und 2. Truncustergites mit einem sehr feinen und spitzen Pinsel ein Tröpfchen roter Tinte abgesetzt, und dieses wurde sehr bald von dem intertergalen Spaltraum aufgesogen, in welchem es sich der Schwere folgend nach unten verzieht. Unten aber fließt die rote Flüssigkeit, bald schneller bald langsamer, manchmal aber schon in einer halben oder einer Viertelminute in zwei Bauchstreifen nach hinten ab, so daß man bei Betrachtung des Tieres von unten jederseits in der Richtung der Beingelenke einen roten Längsstreifen wahrnimmt, der lebhaft von der übrigen hellen Bauchfläche absticht. Es war mir sofort klar, daß ich durch diese Färbung nicht nur die Grundlage für wichtige physiologische Zusammenhänge aufgedeckt, sondern auch die Bedeutung von Gebilden erkannt hatte, über welche ich bisher keinen sicheren Aufschluß hatte gewinnen können.

Auf den Seitenteilen der Truncussternite ziehen sich nämlich zwischen den Grundgelenken der Basalia der 7 Beinpaare eigentümliche Streifen hin, die ich in mehr oder weniger starker Ausprägung bei zahlreichen Landasseln beobachtet habe und für *Armadillo officinalis* zum ersten Male auf S. 383 in meinem 15. Isopodenaufsatz erwähnte. (Archiv f. Biontologie, Bd. II, Berlin 1908.) Es heißt daselbst: »Ich muß auf Längsreihen von feinen Blättchen hinweisen, welche sich im Gebiet zwischen den Basalgelenken der Basalia hinziehen und bei allen von mir untersuchten *Oniscoidea* vorkommen. Diese Blättchenreihen sind vortrefflich geeignet, infolge ihrer dichten Anordnung und ihrer nach außen gerichteten Enden, das Andringen von Milben und ähnlichen Schmarotzern gegen die Bauchfläche zu erschweren.« Das von mir für *Armadillo* nachgewiesene Schrillvermögen habe ich auf diese Blättchenreihen zurückgeführt, aber schon damals betont, daß wir es in diesen mit »bereits vorhandenen Gebilden« zu tun haben, die nur sekundär auch zur Lauterzeugung verwendet werden, während ihre primäre Leistung bisher unbekannt war.

Zwischen sämtlichen Beinpaaren oder vielmehr zwischen den Einlenkungsstellen der Basalia derselben treten bei den Landasseln Längsrinnen auf, welche ich als interbasale bezeichnen will. Im allgemeinen werden dieselben von vorn nach hinten länger, sind also in den Seitenteilen des 5.—7. Sternites (Taf. VII, Fig. 1 *ibr*) am stärksten ausgeprägt. Jede Längsrinne stellt aber nicht nur eine rinnenartige Längsfurche vor, sondern sie wird jederseits von einem aus zahlreichen Cuticularfortsätzen gebildeten Längsfelde flankiert. Taf. VII, Fig. 2 zeigt uns die hinterste interbasale Längsrinne des *Oniscus murarius* bei stärkerer Vergrößerung nebst ihren beiden begleitenden Längsfeldern. Das innere derselben (*is*) besteht größtenteils aus Blättchenreihen, und zwar ist die innen dicht an der Längsrinne entlang ziehende Blättchenreihe die wichtigste, da sie aus länglichen, zungenförmigen Fortsätzen besteht, welche so angeordnet sind, daß sie mit ihren schmalen Seitenrändern sich dicht aneinander schließen. Weiter nach innen folgen noch mehrere Reihen kürzerer und nach innen immer kürzer werdender, schuppenähnlicher Fortsätze, die schließlich in eine wellige Struktur übergehen. Aus Taf. VII, Fig. 3 möge man entnehmen, daß die zungenförmigen Fortsätze (Zungenblättchen) der größten Blättchenreihe so dicht angeordnet sind, daß sie sich mit ihren Rändern berühren oder oft auch noch etwas übereinander greifen. Die Längsrinnen selbst, welche sich nach vorn verengen und nach hinten allmählich erweitern, sind teilweise durch bogige Querriefen (Taf. VII, Fig. 3 *ibr*) ausgezeichnet. Das äußere, die Längsrinnen begleitende Längsfeld (Taf. VII, Fig. 2 *as*) enthält keine regelmäßigen Blättchenreihen, sondern besteht aus zahlreichen zerstreuten Spitzchen und Höckerchen (Taf. VII, Fig. 3 *as*), welche nicht die Größe der Zungenblättchen erreichen.

Untersucht man nun einen mit roter Flüssigkeit behandelten Landisopoden genauer, so läßt sich leicht feststellen, daß dieselbe überall von den Längsfeldern und namentlich den Blättchenreihen aufgesogen worden ist, während die Nachbarschaft außen und innen nicht imstande ist, die Flüssigkeit anzunehmen. Da die

Längsfelder und Blättchenreihen vorn und hinten bis an die intersegmentalen Falten und an die Beingelenke reichen und die äußeren Längsfelder sich auch noch um die Beingelenke fortsetzen, so entstehen zwei die intersegmentalen Falten verbindende Längsfluren. Jede intersegmentale Falte, in welcher die Flüssigkeit aufgenommen wird, wirkt als gebogene Capillarröhre, während von diesen aus die Längsfelder und namentlich die Blättchenreihen durch Adhäsion die Flüssigkeit in sich einsaugen, unterstützt durch die in ihren Gelenken sich drehenden Beine. Es ist somit ganz gleichgültig, an welchem Tergit ein Tropfen abgesetzt wird, denn die Längsfelder verteilen ihn immer über den ganzen Truncus. Die Flüssigkeit geht aber von den Gelenken des 7. Beinpaares auf die Pleopoden über und wird von deren Zwischenräumen, welche ebenfalls capillare Spalten darstellen, aufgesogen. Somit bilden die intersegmentalen Falten, die Längsfelder und die Pleopoden ein einziges zusammenhängendes Capillarsystem oder was dasselbe bedeutet, eine Wasserleitung für die Tropfen, mit welchen die Asseln bei irgendeiner Gelegenheit behaftet werden. Dieses capillare Wasserleitungssystem dient teils der Abführung des unerwünschten Wassers, teils der Nutzbarmachung desselben zu vorübergehender Kiemenatmung.

Hat das betreffende Tier ein besonderes Wasserbedürfnis, dann pumpt der Enddarm einen Teil des Wassers ein, sonst wird es mittels der Uropodenendopodite auf die schon beschriebene Weise abgegeben. Bei Anwendung einer roten Flüssigkeit werden übrigens, falls man nur einige kleine Tröpfchen angebracht hat, die Längsrinnen selbst nicht davon erfüllt, weshalb man jederseits derselben einen feinen roten Streifen bemerkt. Die Füllung der Rinne selbst kann erst bei reichlicherer Flüssigkeit eintreten.

Die Pleopoden werden nicht nur durch Flüssigkeit von den Tergiten her vermittels der interbasalen Längsfelder versorgt, sondern sie können auch umgekehrt, wenn sie selbst plötzlich mit einem größeren Flüssigkeitstropfen behaftet werden, den Wasserüberschuß an die interbasalen Längsfelder und intersegmentalen Falten abgeben, wovon ich mich z. B. bei *Oniscus* unmittelbar überzeugen konnte, als ich das Pleon unten mit Tuschewasser bepinselte. In kürzester Zeit waren alle interbasalen Längsfelder geschwärzt. Die Tusche drang also bis zu den Basaliagelenken des 1. Beinpaares, ohne sich anderweitig am Bauche bemerklich zu machen.

Bei der Bestreichung der *Oniscus* mit schwarz oder rot gefärbter Flüssigkeit haftet diese am Grunde der Beinbasalia nur in geringem Grade. Am Pleon schimmert die Farbe durch die sämtlichen Exopodite durch, also bei Rotfärbung erscheinen sie rosafarbig, während die Innenränder der 1. und 2., sowie die ganzen Ränder der 3.—5. Exopodite lebhafter rot sich abheben, auch die behaarten Vorderränder der Uropodenpropodite. An den Blättchenreihen erkennt man die einzelnen zungenförmigen Stäbchen als intensiv gerötet. Als ich die rote Flüssigkeit etwas vermehrte, trat nicht nur eine intensivere Färbung der Pleopoden zutage, namentlich der 3.—5., während an allen gefurchten Außenlappen keine Spur von Färbung zu erkennen war, sondern der Farbstoff wird auch in den Querfurchen zwischen den Sterniten sichtbar und gelangt an Bogenfurchen, welche sich hinten unten an den Truncusepimeren befinden.

Um 10 Uhr morgens gefärbte *Oniscus*, welche auf Fließpapier gesetzt wurden, zeigten schon um 12 Uhr mittags durch große rote Flecke auf demselben, daß sie sich eines Teiles der roten Tinte wieder entledigt hatten. Als ich sie dann auf frisches Fließpapier brachte, waren 7 Uhr abends nochmals zerstreute rote Flecke zu sehen. Am andern Morgen 9 Uhr war zwar der rote Farbstoff keineswegs verschwunden (die Tiere können ihn überhaupt nicht ganz beseitigen), aber es war doch deutlich eine Abnahme der Färbung der Stäbchenreihen zu erkennen. Diese wurde dadurch bewirkt, daß aus dem Enddarm Flüssigkeit in das Capillarsystem abgegeben und dadurch der Farbstoff verdünnt worden ist. Nach der Verdünnung wurde dann ein Teil des Gemisches von den Uropodenendopoditen abgegeben. Bei spärlicher Farbflüssigkeit gelangt diese nicht an die Mundwerkzeuge, wohl aber, wenn ein gewisses Quantum überschritten wird, d. h. sie fließt dann von den Gelenken des 1. Beinpaares durch Kehlfurchen an die Mundteile. Auch bei der Vermischung der Farbflüssigkeit mit Enddarmwasser ist die Mischung an die Mundwerkzeuge gelangt, was sich daraus ergibt, daß alle dem Putzen derselben zugänglichen Teile gerötet worden sind, nämlich außer den Grundgliedern der Antennen das ganze 1. Beinpaar und die Basalia des 2.—5. Paares.

Hat man einem *Oniscus* nur sehr wenig rote Flüssigkeit auf das 1. Tergit gepinselt, dann kann der Fall eintreten, daß nur die interbasalen Stäbchenreihen der vorderen Segmente gefärbt werden und diese Flüssigkeit das Pleon nicht erreicht.

Behaftet man Isopoden, welche Trachealbezirke besitzen, mit roter Flüssigkeit, dann heben sich diese auch bei starker Bepinselung der Tergite stets rein weiß von dem übrigen unten roten Pleon scharf ab, also ein Zeichen, daß die Flüssigkeit die Eingänge der Luftkanäle nicht erreicht. Das Fehlen eines Beinpaares hat auf die Fortleitung der Flüssigkeit im Capillarsystem keinen Einfluß. So zeigte sich z. B. bei einem *Armadillidium*, dem ich das 7. Beinpaar entfernt hatte, keine Unterbrechung in der capillaren Fortleitung der Flüssigkeit. Ich möchte noch betonen, daß, auch wenn man das 1. Tergit bepinselt hat, trotzdem am 5.—7. Sternit eine stärkere Rotfärbung bemerkt wird als am 1.—4. Dies liegt teils daran, daß die interbasalen Felder am 5.—7. Sternit größer sind, teils an dem Umstande, daß sich die Tiere wiederholt mit dem Kopfende erheben.

Eine auffallende Abnahme des roten Farbstoffes nach einer Reihe von Stunden beobachtete ich auch bei *Armadillidium*.

Zwei Individuen des *Porcellio pictus*, welche ich mit roten Tröpfchen an den Tergiten bestrich (4 Uhr nachmittags), zeigten das von *Oniscus* geschilderte Verhalten. Eines der Tiere putzte nach kurzer Zeit mit dem 1. Beinpaar die Mundwerkzeuge, wobei sich beide deutlich gerötet zeigten. Die Uropoden vollführten bisweilen nickende Bewegungen, während ihre Endopodite stark gerötet waren und einmal mit ihrem Ende ein kleines Tröpfchen absetzten. Bei diesen *pictus* war um 5 Uhr an den Tergiten nur noch ein metallischer Schiller als eingetrockneter Rest der im übrigen eingesogenen roten Tinte zu erkennen und außer dem ebengenannten unbedeutenden Tröpfchen noch kein Farbstoff abgegeben. Erst um 6½ Uhr abends fanden sich auf dem Fließpapier zwei rosafarbene Tröpfchen. Um 10 Uhr abends behaftete ich beide *pictus* am 1. Tergit mit einem Wassertropfen. Kurz darauf sind nicht nur die Pleopoden mit rhythmischem Fächeln beschäftigt, sondern die ganze Pleonhinterhälfte vollführt nickende Bewegungen als Ausdruck einer pumpenden Bewegung des Enddarmes. Als Zeichen der Mischung der anfangs angebrachten roten Tinte und des später abgesetzten Wassers gibt nach etwa 20 Minuten jeder der beiden *pictus* mittels der Uropodenendopodite einen schwach rosig gefärbten Tropfen ab, worauf die Pleonbewegungen allmählich wieder verschwinden. Einige später abgegebene Tröpfchen waren glashell.

Mittags ½1 Uhr wurde ein *Porcellio balticus* mit mehreren Tropfen roter Tinte zwischen 1. und 2. Tergit bepinselt, wodurch eine tiefrote Färbung der Pleopoden mit Ausnahme der Trachealbezirke erfolgte. Die Flüssigkeit sammelte sich an den Pleopoden so stark an, daß diese Atembewegungen vollführten. Zugleich floß die Flüssigkeit gegen den After hin ab. Aber auch die geröteten Mundwerkzeuge bewegten sich jetzt rhythmisch hin und her. Dieser Versuch beweist mit aller Deutlichkeit, daß, wenn ein beträchtlicheres Quantum Flüssigkeit auf den Asselkörper gelangt, es von Mund und After aufgesogen wird. Schon um 2 Uhr fanden sich fünf große rote Flecke auf dem Fließpapier als Beweis, daß ein großer Teil der Farbflüssigkeit wieder abgestoßen worden war. Abends ließ sich unter der Lupe nur noch eine leichte Rötung der Stäbchenreihen und Pleopoden erkennen.

Um festzustellen, ob und welchen Einfluß die Entfernung aller Exopodite auf die Tätigkeit des Capillarsystemes ausübt, wurden zwei schon länger exopoditlose *Porcellio balticus* mittags 2 Uhr an den Tergiten mit roter Tinte bepinselt. Es trat sofort die gewohnte Färbung der Stäbchenreihen ein, auch die Mundteile sowie 1. und 2. Pleopoden wurden gerötet. Dagegen setzte sich die Färbung zunächst auf die 3.—5. Pleopoden nicht fort, diese blieben vielmehr ganz hell, obwohl die zipfeligen 2. Pleopodenendopodite bisweilen Bewegungen vollführten. Da die rote Flüssigkeit den Enddarm also nicht erreichen konnte, wurde sie desto entschiedener von den Mundwerkzeugen aufgesogen, und sah ich unmittelbar, wie diese an den Boden ein rotes Tröpfchen absetzten. Die Anbringung eines zweiten und dritten Tröpfchens roter Flüssigkeit änderte an dem vorigen Zustande nichts, ebensowenig das mehrfache Emporrichten der Tiere an den Seitenwänden des Glasbehälters. Erst am folgenden Morgen fand ich, daß bei beiden *balticus* alle Pleopoden die rote Farbe angenommen hatten. Ich erkläre mir diese Erscheinungen so: Der Saft der Pleopodendrüsen, welcher sich gewöhnlich zwischen Exo- und Endopoditen befindet, kann nach Entfernung der ersteren sich nur noch über den letzteren und zwischen ihnen und den Propoditen ausbreiten. Hier muß er aber, nicht mehr durch die Exopodite vor Ausdunstung geschützt, zäher werden und mischt sich dann mit andern Flüssigkeiten erst nach längerer Berührung. Die Entfernung der Exopodite bewirkt mithin eine bedeutende Erschwerung der Tätigkeit des Capillarsystems.

Wenn ich im vorigen auch schon hervorgehoben habe, daß die physiologische Bedeutung der capillaren Wasserleitung teils in der Abführung des unerwünschten Wassers, teils in der vorübergehenden Nutzbarmachung desselben für die Atmung zu suchen ist, so haben wir damit die Beurteilung dieser Wasserleitung doch noch keineswegs abgeschlossen.

Für jede Wasseratmung ist der Sauerstoffreichtum des Wassers maßgebend, dieser aber hängt von der reichlichen Berührung mit der Luft ab. Regenwasser ist daher schon besonders sauerstoffreich, und auf die Berührung mit diesem sind die Landasseln in erster Linie angewiesen. Das capillare System ist aber auch eine Einrichtung, um den Sauerstoffgehalt des aufgesogenen Wassers durch beträchtliche Oberflächenvergrößerung des letzteren zu vermehren. Eine Oberflächenvergrößerung des Wassers erfolgt aber durch seine Verteilung im Capillarsystem und namentlich zwischen den zahllosen Spitzchen und zungenförmigen Stäbchen. Das Prinzip der Oberflächenvergrößerung der Flüssigkeit wird übrigens auch bei dem Safte der Pleopodendrüsen verwirklicht.

Haben die Landasseln also durch bestimmte Verhältnisse ihrer Umgebung Veranlassung, Wasser an sich zu nehmen (durch Regen, nasse Pflanzen, nasses Laub, Genist u. a.), dann ist ihnen Gelegenheit gegeben, mittels der interbasalen Stäbchenreihen aus einem besonders luftreichen Wasser zu atmen. Dieser Umstand und damit überhaupt die Beibehaltung der Kiemenendopodite auch bei allen mit Trachealbezirken ausgerüsteten Formen wird erst dann ins rechte Licht gerückt, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß die einzelnen Trachealbezirke miteinander nicht in Verbindung stehen und auch in jedem einzelnen Trachealbezirk die Erneuerung der Luft in den Luftkanälen meistens erschwert ist, nämlich mit Ausnahme der Gattungen *Armadillidium* und *Syspastus*, welche letztere in den Trachealgebilden den Höhepunkt erreicht hat. Bei *Syspastus* und *Armadillidium* (*Armadillo*?) kann, wie schon erwähnt wurde, die Luft durch Muskeln ausgetrieben werden. Übrigens hat Herold vollkommen mit Recht hervorgehoben, daß, wenn auch den andern Asseln Muskeln wie diejenigen der *Syspastus* fehlen, eine Austreibung der Luft aus den Luftröhren noch nicht ganz ausgeschlossen ist, indem er bemerkt: »Es ist sehr wohl denkbar, daß die starken Muskeln, die die Exopodite bewegen, durch rhythmisches Andrücken der Außenäste an den Leib die bei *Syspastus* durch besondere Muskeln bewirkte Arbeit des abwechselnden Zusammenpressens und Ausdehnenlassens des weißen Körpers übernehmen.« Ich zweifle also ebenfalls durchaus nicht, daß beim Anpressen der Exopodite Luft ausgetrieben werden kann, zumal wenn man die im 8. Abschnitt besprochene Anpassung der Exopodite an die Endopodite bedenkt; dennoch muß dieser Vorgang schwach sein im Vergleich mit *Syspastus*, zumal die fächelnde Bewegung der Pleopoden im Wasser hierbei nicht in Betracht kommen kann (denn sonst würde ja statt Luft Wasser eingetrieben), sondern nur Bewegungen, die sich zeitweise in der Luft abspielen. Solche sind aber bei gewöhnlicher Haltung der Tiere nicht zu sehen, können also nur sehr gering sein. Somit besteht kein Zweifel daran, daß, mit Ausnahme von *Syspastus* und *Armadillidium* die Erneuerung der Luft in den Trachealröhren erschwert ist[1] und somit eine zeitweise Erhöhung der Atmung durch luftreiches Wasser für die Landasseln sehr vorteilhaft.

Man könnte leicht auf den Gedanken kommen, daß auch der Saft der Wehr- oder Epimerendrüsen mit dem Capillarsystem in Zusammenhang stünde und mittels der interbasalen Stäbchenreihen ebenfalls zum Pleon geleitet würde. Hat doch Herold (S. 503) folgendes geäußert: »Eine zweite Möglichkeit (für die Auffassung der Epimerendrüsen) wäre die, die Bedeutung der Drüsen in der Einfettung der Haut, im besonderen der dünnen, chitinigen Intersegmentalhäute zu sehen.« Die Lage der Drüsenmündungen ist aber einer solchen Auffassung sehr wenig günstig, da sie meistens von den Intersegmentalspalten zu weit abliegen. Bedeutsamer aber ist noch der Umstand, daß die Wehrdrüsen bei den meisten Landasseln überhaupt nur so wenig Saft absondern, daß ich zu der Überzeugung gelangt bin, daß diese Drüsen hauptsächlich durch ihren Dunst wirksam sind. Für eine Anfeuchtung der Intersegmentalhäute und auch der Beingelenke kann jedenfalls von den Pleopoden aus vermittels der interbasalen Stäbchenreihen viel besser gesorgt werden, vorausgesetzt, daß solches überhaupt erforderlich ist.

Im vorigen wies ich schon darauf hin, daß sich interbasale Stäbchenreihen in mehr oder weniger reichlicher Ausprägung bei allen Landisopoden beobachten lassen. Daraus folgt aber noch nicht, daß auch bei allen ein physiologisch wirksames Capillarsystem für Wasserleitung vorhanden ist. Eine höchst interessante Ausnahme bildet nämlich die Gattung *Armadillo*, in wundervoller Harmonie mit dem schon geschilderten Mangel des Pleopodenfächelns. Schon der im 8. Abschnitt noch eingehender besprochene Bau der Pleopoden, insbesondere ihre zurückgedrängte Lage, können Zweifel erwecken, ob

---

[1] Man hat jedoch auch noch den Druck der pulsierenden Leibesflüssigkeit auf die Trachealsysteme, die locker in die Exopodite hereinhängen, zu berücksichtigen. Dieser Druck wird um so erheblicher sein, je stärker der Blutstrom ist und je breiter die Anwachsung an der Wurzel der Exopodite. Somit muß sich dieser Druck mit der Vergrößerung der im 8. Abschnitt besprochenen Trachealsysteme steigern, also bei *Armadillo* und den Hypotracheaten am beträchtlichsten sein.

bei *Armadillo* eine Wasserleitung in Tätigkeit treten könne. In der Tat haben meine Versuche mit *Armadillo officinalis* den Beweis erbracht, daß im Gegensatz zu den Porcellioniden, Onisciden und Armadillidiiden eine an den Tergiten aufgestrichene Flüssigkeit nicht weitergeleitet wird. Schon die Struktur der Tergite bringt es mit sich, daß die Flüssigkeit schlecht haftet. Obwohl ich nun rote Tröpfchen an den vorderen Tergiten aufsetzte und mit dem Pinsel mir Mühe gab, sie in die intersegmentalen Spalten treten zu lassen, geschah es doch nicht. Die Bauchhöhle blieb andauernd ungefärbt und die interbasalen Stäbchenreihen sogen keinen Farbstoff auf. Ohne auf die Strukturverhältnisse einzugehen, welche bei *Armadillo* dieses abweichende Verhalten verursachen, genügt es vorläufig, in diesem Beispiel einen negativen Gegenbeweis dafür gefunden zu haben, daß die leistungsfähige Wasserleitung mit Capillarsystem im Zusammenhang steht mit der Fähigkeit der Pleopoden, im Wasser zu fächeln und mit dem durch die Uropodenendopodite gebildeten Leitungsröhrchen.

Lebende Vertreter der Gattung *Syspastus* stehen mir zwar nicht zu Gebote, aber aus dem Bau des Pleon derselben, welches nämlich noch abgeleiteter ist als dasjenige der *Armadillos*, läßt sich mit Bestimmtheit folgern, daß auch *Syspastus* mit den Pleopoden im Wasser nicht zu fächeln vermag und daß ihm ebenfalls keine Wasserleitung zukommt.

Da sämtliche Landasseln, also auch *Syspastus* und *Armadillo* (vgl. Taf. VII, Fig. 7), gut entwickelte Endopodite der 3.—5. Pleopoden besitzen, übrigens auch die Wüstengattung *Hemilepistus* (der vermutlich gleichfalls keine Wasserleitung zukommt), da ferner bei *Armadillo* nur sehr wenig Pleopodendrüsensaft wahrzunehmen ist, so bezeugen diese Formen besonders eindringlich die Richtigkeit der schon oben besprochenen Auffassung, daß diese Endopodite sekundär reine Luftatmungsorgane geworden sind, im Sinne der Coxalsäcke der Diplopoden, Thysanuren u. a. Diese luftatmenden Endopodite bilden lediglich accessorische Atmungsorgane, ganz entsprechend jenen Gruppen, bei welchen meistens auch die Tracheensysteme die hauptsächlichsten Atmungsorgane vorstellen. Die 3.—5. Pleopodenendopodite von *Armadillo*, *Syspastus* und *Hemilepistus* sind zweifellos für ihre Besitzer bei Luftleben nur noch von geringer Bedeutung, erleichtern ihnen aber die Rettung aus dem Wasser, falls sie wider ihren Willen in dasselbe gelangen sollten.

Wir sehen also, daß die physiologische Bedeutung der

Pleopodenendopodite, namentlich der 3.—5. derselben, bei den Landasseln in demselben Maße abgenommen hat, wie die Ausprägung und Vervollkommnung der Trachealbezirke zugenommen hat. Zum Abschluß dieses Kapitels gebe ich folgende biologisch-phylogenetische Leitsätze:

I. Die amphibischen Asseln bedurften der Wasserleitungseinrichtungen nicht, weil sie feuchte oder nasse Gebiete niemals verlassen.

II. Der Mehrzahl der Landasseln, mit mehr oder weniger unvollkommenen Trachealorganen, Tieren, die sich auch in weniger feuchte Gelände begeben, wurde durch die Gewinnung der wasserleitenden Organe ein hierfür vorzügliches Rüstzeug gegeben.

III. Als schließlich bei einigen Gattungen die Trachealorgane eine höhere Leistungsfähigkeit erlangt hatten, konnte auf die wasserleitenden Gebilde wieder verzichtet werden, zumal die betreffenden Formen durch sehr dicken Kalkpanzer besonders gegen Austrocknung geschützt sind. —

8. Zur Kenntnis des Baues der Pleopoden im Zusammenhang mit der Atmung.

Obwohl sich bereits eine ganze Reihe von Autoren mit dem äußeren und inneren Bau der Pleopoden der Asseln beschäftigt hat, sind doch verschiedene wichtige Verhältnisse teils nur wenig berücksichtigt worden, teils ganz unbekannt geblieben. Meine nachfolgenden Mitteilungen mögen aber eine vergleichend-morphologische Ergänzung bilden zu den vorhergehenden biologisch-physiologischen Kapiteln.

a. Oniscus.

Die Gattung *Oniscus* nimmt unter den Landasseln eine sehr eigentümliche Stellung ein, für deren richtige Auffassung meine Untersuchungen über die Atmung ebenfalls von Bedeutung gewesen sind. Das Verhältnis zu den übrigen Landasseln läßt sich kurz und sehr deutlich also feststellen:

Die *Oniscus* nehmen eine wichtige Mittelstellung ein zwischen den amphibischen Isopoden einerseits und der großen Masse der echten Landasseln anderseits, denn sie schließen sich an die ersteren an durch den Mangel der Trachealbezirke, während sie mit den letzteren im Besitze von Wasser aufsaugenden Uropodenendopoditen übereinstimmen. Diese Mittelstellung wird noch vermehrt durch die eigentümliche Beschaffenheit der Außenlappen der sämtlichen Pleopodenexopodite, von welchen weiterhin die Rede sein wird.

Gerade mit den *Oniscus*-Exopoditen haben sich mehrere Autoren eingehend beschäftigt, hauptsächlich Stoller und Bepler.

Stoller will in den Exopoditaußenlappen fünf übereinander gelegene verschiedenartige Abteilungen gefunden haben, nämlich dorsale, mittlere und ventrale Blutkammern und überdies außen und unten eine ventrale und dorsale Luftkammer. Bepler und Herold haben sich bereits gegen diese Ausführungen Stollers ausgesprochen, und ich kann sie ebenfalls nicht bestätigen. Insbesondere die Vorstellung einer ventralen und dorsalen Luftkammer ist irrtümlich.

Bepler schreibt auf S. 24 über die *Oniscus*-Exopodite folgendes:

»Ich bezeichne mit Stoller den größeren Teil als den allgemeinen, den kleineren seitlichen Anhang als den speziellen Teil. Bei oberflächlicher Betrachtung zeichnet sich der spezielle Teil durch einen eigentümlichen Glanz aus, und zwar sind die glänzenden Stellen streifig angeordnet. Noch auffälliger wird dieser Glanz, wenn wir das Tier in einen mit Wasser gefüllten Hohlschliff bringen und mit einem Objektträger zudecken. Bei schwacher Vergrößerung sehen wir lebhaft silbern glänzende Streifen, die mit den gleich zu erwähnenden Blutkanälen oder den Grenzen zwischen zwei Blutkanälen zusammenfallen, sich wie diese teilen. Nach kurzer Zeit, 5—7 Minuten, verschwinden die Streifen, erscheinen aber, wenn man das Tier wieder aufs Trockene setzt, nach etwa einer halben Stunde wieder. Die Erscheinung ist sehr auffällig, hat aber meiner Ansicht nach durchaus nichts mit der Atmung zu tun. Ich muß sie hier besprechen, weil Stoller sie in enge Beziehung zur Atmung bringt. Weiter läßt sich leicht feststellen, daß der spezielle Teil viel dünner ist als der allgemeine und stark von Blut durchströmt wird[1].«

Die glänzenden Streifen an den Außenlappen der *Oniscus*-Exopodite sind unter der Lupe sowohl in der Luft als auch im Wasser leicht zu erkennen, auch kann ich Beplers Befund, daß sie im Wasser nach kurzer Zeit verschwinden, durchaus bestätigen. Dagegen ist schon seine Angabe, daß sie »nur an der ventralen, also dem Bauche abgewandten Fläche« lägen, durchaus irrig. An allen *Oniscus*-Exopoditen läßt sich ein innerer Hauptteil von dem kleineren Außenlappen unterscheiden (Taf. VII, Fig. 9). Betrachten wir die Exopodite von oben, also innen her, dann bemerkt man an allen eine gebogene Leiste (*mf*, Taf. VII, Fig. 9 und Taf. VIII, Fig. 22), durch welche beide Abschnitte getrennt werden. Am 3.—5. Exopodit ist der Hauptteil vorn tellerartig ausgehöhlt zur Aufnahme des Endopodit (*ca*). Ich bezeichne diese Aushöhlung als Kiemenmulde und dementsprechend die gebogene Vorragung als Muldenfalte (*mf*). Auch an den 2. Exopoditen ist der Hauptteil ausgehöhlt, obwohl denselben bekanntlich kein Endopodit beigeordnet ist. Die Aushöhlung ist aber auch nicht so tief wie an den kiemenführenden Pleopoden. An den 2. Exopoditen trennt aber ebenfalls eine Muldenfalte beide Abschnitte. Nur an den 1. Exopoditen, die im Vergleich mit den 2.—5. mehr nach außen gerückt sind, ist eine Aushöhlung der Hauptteile nicht gegeben. Trotzdem werden auch an ihnen die Außenlappen an der Innenfläche durch eine gebogene Abstufung, die der Muldenfalte entspricht, von den Hauptteilen geschieden.

---

[1] Berichtigend sei bemerkt, daß die silbernen Streifen nicht erst »nach etwa einer halben Stunde« wiedererscheinen, wenn man die *Oniscus* aus dem Wasser nimmt, sondern sofort, wenn man sie nur wenige Sekunden zwischen Fließpapiere gehalten hat.

Die Muldenfalten sind der Ausdruck dessen, daß die Außenlappen höher liegen als die Hauptteile und fast treppenartig gegen sie abgestuft. Außen neben der Muldenfalte zieht sich an den 1.—4. Exopoditen, und zwar an den 1.—3. besonders stark ausgeprägt, eine gebogene Rinne entlang. Gegen diese Rinne aber verlaufen an der versteckten Oberfläche der Außenlappen radiär angeordnete Furchen (*rf*, Taf. VIII, Fig. 22) und gehen innen in sie über. Die Furchen werden durch ebenfalls radiär gestellte und zum Teil nach außen verzweigte Wülste (*rw*) voneinander getrennt. Zwischen den Furchen und Wülsten aber erkennt man bei stärkerer Vergrößerung überaus deutlich radiär angeordnete feine Linien, durch welche beide getrennt werden. Die Linien sind lediglich der Ausdruck der steileren Teile der seitlich bald mehr bald weniger gegen die Furchen abfallenden Wülste. Diese Furchen und Wülste sind also nur an der versteckten, mithin rückwärtigen Lamelle der Außenlappen zu finden. Die bauchwärtige Fläche der Exopodite läßt zwar auch Furchen erkennen, und diese hat Bepler offenbar gemeint, aber man beobachtet dieselben nicht nur lediglich bei Oberflächenbeleuchtung, während sie in durchsichtigen Präparaten meistens gar nicht zu sehen sind, sondern es handelt sich auch zugleich um ganz unregelmäßige, runzelartige Bildungen, die übrigens gar nicht auf die Außenlappen beschränkt sind, sondern auch an einem Teil der Oberfläche der Hauptteile bemerkt werden, die also keine silbernen Streifen besitzen.

Untersucht man frisch abgetrennte Exopodite in Wasser, dann läßt sich leicht feststellen, daß die Luftteilchen nur zwischen den Wülsten haften, während sich außerdem eine bald größere bald geringere Luftmasse hinter den deckelartigen Außenlappen im Bereich der gebogenen Rinne festgesetzt hat.

Man kann zwar in Präparaten bisweilen winzige Luftpartikelchen auch an der äußeren (ventralen) Lamelle der Außenlappen bemerken. Dieselben sind aber ganz unbedeutend und haften dann wie irgendwelche andere Fremdkörperchen hier und da in den erwähnten Runzeln.

Hinsichtlich der ganz frisch in Wasser eingetauchten *Oniscus* möchte ich noch folgendes erwähnen:

Wenn sie auch, wie schon im 3. Kapitel besprochen wurde, im Vergleich mit manchen andern Isopoden nur wenig Luftblasen mit herabziehen, so haben dieselben doch ein besonderes Interesse. Es pflegen nämlich ganz regelmäßig die Basalia sämtlicher Beinpaare an der Außenfläche eine silberne Luftschicht zu tragen, außerdem ein Bläschen am Vorderrand der Uropodenpropodite sowie zwischen diesen und den Uropodenendopoditen. Daß die silbernen Streifen an den Pleopodenexopoditen kurze Zeit erhalten bleiben, wurde schon erwähnt. Über den deckelartigen Außenlappen einiger derselben pflegt aber auch noch eine Luftblase hängen zu bleiben, und diese bewegt sich dann bei den rhythmischen Stößen der fächelnden Pleopoden ebenfalls hin und her. Sitzt eine solche Luftblase neben den silbernen Streifen, dann bleiben sie an der Stelle länger als sonst erhalten.

Bepler urteilt über seine Beobachtungen hinsichtlich der silbernen Streifen an den Exopoditen von *Oniscus* auf S. 27 also:

»Es handelt sich lediglich um den Reflex flacher, aber kantiger Rippen der Cuticula, die hier von eigentümlicher glänzender Beschaffenheit ist. Man kann diese Rippen sehr wohl an angefeuchteten Pleopoden, die dann diese glänzende Streifung nicht mehr erkennen lassen (was übrigens ein Widerspruch ist zu dem von Bepler selbst angegebenen anfänglichen Verhalten in Wasser!), sehen. Sie an Schnitten nachzuweisen, ist mir nicht gelungen. — Auch das Verschwinden im Wasser erklärt sich so sehr einfach, da das angefeuchtete Chitin nicht mehr reflektiert. — Nach meiner Ansicht handelt es sich nicht um Lufträume, sondern um reflektierende Flächen.« Herold leugnet zwar mit Recht die von Stoller behaupteten luftführenden beiden Schichten, aber im übrigen beschränkt er sich lediglich darauf, Bepler beizustimmen, ohne auf die Frage nach der Natur der silbernen Streifen einzugehen. Daß Stoller von denselben keine richtige Vorstellung hatte, geht schon aus seinen vermeintlichen »air chamber« hervor.

Nach meinen Beobachtungen kann von einer nur durch die Skulptur erzeugten »Reflex«-Erscheinung nicht die Rede sein. Wäre eine solche rein optische Erklärung zutreffend, dann müßten die silbernen Streifen sofort verschwinden, wenn die Tiere in Wasser gebracht werden. Aber gerade die von Bepler selbst erkannte Tatsache, daß es »5—7 Minuten« dauert, bis dieselben unsichtbar werden, beweist schon, daß die Skulptur-»Reflex«-Erklärung falsch ist. Tatsächlich haftet nämlich in den radiären, soeben beschriebenen Furchen Luft, und diese bleibt in den Furchen noch kurze Zeit erhalten, wenn die *Oniscus* ins Wasser gelangt sind. Daß sie dann aber so bald verschwinden, ergibt sich daraus, daß die an und für sich geringe Luftmenge von Wasser absorbiert wird und zwar dies um so leichter, als die Pleopoden in einer der Absorbierung nützlichen fortwährenden Bewegung sind.

Die radiären Furchen und die sie vereinigende gebogene Rinne längs der Muldenfalte sind Stellen an den Außenlappen, welche die Luft dem Blutstrom annähern und gleichzeitig den Vorteil einer Oberflächenvergrößerung mit sich bringen. Daß in den Furchen und in der Rinne auf diosmotischem Wege ein direkter Gasaustausch der Hautatmung stattfindet, kann bei der zarten Konsistenz der Oberlamelle der Exopodite nicht zweifelhaft sein. Zudem ist ja schon von Stoller und Bepler übereinstimmend »die lebhafte Blutzirkulation« in den Exopoditen und namentlich Außenlappen betont worden. Stoller hat in seiner Fig. 14 (Taf. II) ein hübsches Bild des Blutstromes in den Exopoditen gegeben, woraus man ersieht, daß der einheitliche Rückstrom gerade neben der gebogenen Rinne erfolgt, in welche die radiären Furchen auslaufen.

In physiologischer Hinsicht haben allerdings die lufthaltigen Furchen noch keine namhafte Bedeutung, zumal ja, wie wir sahen, die sämtlichen Exopodite ohne erkennbaren Schaden entbehrt werden können. Desto größer ist aber die phylogenetische Bedeutung derselben, denn die radiären Furchen sind die einfachste Vorstufe für die Luftkanäle, welche wir bei gewissen Porcellioniden antreffen und zwar insbesondere bei denjenigen *Porcellio*-Arten, welche ich jetzt als *Tracheoniscus* zusammenfasse.

Alle trachealen Gebilde der Isopoden sind Einstülpungen der Exopodite. Gewöhnlich wird man sich diese Einstülpungen nach dem Schema einer baumartigen Verzweigung vorstellen, wie solche ja auch bei vielen Landasseln vorkommen. Manche Formen, wie die weiterhin besprochenen *Tracheoniscus*, zeigen uns aber nebeneinander eine Reihe getrennter und weniger verästelter Trachealrohre.

Für solche aber geben die radiären Furchen der *Oniscus* eine hübsche Vorstufe. Man braucht sich die Luftröhren der *Tracheoniscus* (Taf. VII Fig. 10, 11 und 13) nämlich nicht so entstanden vorzustellen, daß von je einem Porus aus ein Kanal sich mehr und mehr einsenkte, sondern es entstand zuerst ein Bündel offener Rinnen, diese schlossen sich schließlich mehr und mehr zu Rohren und begannen erst dann sich zu verzweigen. Eine wichtige Übereinstimmung zwischen *Oniscus* und *Tracheoniscus* haben wir jedenfalls darin gefunden, daß sich bei beiden lufthaltige Gebilde aus der Gegend der Muldenfalte von dieser aus nicht nach innen erstrecken (wie bei vielen andern Isopoden mit Trachealbezirken), sondern nach außen gegen den Seitenrand der Außenlappen. Die oben besprochene vermittelnde Stellung der *Oniscus* wird also in diesem Zusammenhang noch bedeutend auffallender.

Die an den 5. Exopoditen von Herold aufgefundenen Reusen wurden schon im vorigen kurz besprochen. Ich kehre hier nochmals zu seiner Anschauung, daß es sich um einen »Reusenapparat gegenüber den Exkrementen« handeln soll, zurück. Herold behauptet zwar (S. 507), daß er die Reuse »auch bei den andern untersuchten Formen auffand«. Ich muß aber gleich hervorheben, daß ich sie nicht nur bei den amphibischen Gattungen, sondern auch bei *Armadillo* und einzelnen Porcellioniden vermißt habe und daß sie nach meinen Beobachtungen allen denjenigen Formen zukommt, welche für Wasseraufsaugung geeignete Uropodenendepodite besitzen, und zwar ist unter diesen wieder die Reuse um so stärker entwickelt, je mehr die betreffenden Formen auf Feuchtigkeit angewiesen sind. Wäre die Reuse eine Schutzeinrichtung gegen Exkremente, dann könnte der ebengenannte Zusammenhang nicht verstanden werden. Gerade diese Beziehungen bezeugen aber mit aller Deutlichkeit, daß auch die Reusen eine Anpassung an die Wasserleitung sind, d. h. sie dienen als eine Bürste, welche das von hinten nach vorn fließende Wasser filtriert und verhindern somit, daß Fremdkörper zwischen die Pleopoden gelangen. Weit eher als durch den schon besprochenen geformten Kot könnten aber Fremdkörper dadurch aufgenommen werden, daß die Uropodenendopodite vom Boden her Wasser aufsaugen und damit zugleich etwaige kleine Krümchen.

Was nun insbesondere die Reusen von *Oniscus murarius* betrifft, so gehören sie zu den stärksten, welche mir bei Asseln überhaupt vorgekommen sind. In Taf. VII, Fig. 9 zeigt uns der leicht S-förmig geschwungene, gestreift angedeutete Querzug *rs* die Ausdehnung der

Reuse, welche also vom Innen- bis zum Außenrand durchläuft und aus ungefähr zwei unregelmäßigen Reihen von Strahlenhaaren besteht (Taf. VII, Fig. 12), die hier eine kolossale Länge erreichen. Herolds Meinung, daß diese Strahlenhaare »den Skulpturschuppen nahe« ständen, kann ich mich nicht anschließen. Es handelt sich vielmehr um Härchengruppen, wie sie meistens in viel einfacherer Ausbildung auch an zahlreichen andern Stellen auftreten. Der bedeutenden Länge gemäß sind die Strahlenhaare der Reusen am Grunde etwas verdickt (Taf. VII, Fig. 12). Herold behauptet ferner, die Reusen ständen »auf einer schwach erhabenen Chitinrippe«, die er in der Erklärung (S. 525) auch einfach »Leiste« nennt. An meinen *Oniscus* habe ich von einer »Leiste« ebensowenig etwas entdecken können wie an andern Isopoden, vielmehr stehen diese Fluren riesiger Strahlenhaare, wie es sich auch aus Taf. VII, Fig. 9 ergibt, in der Hinterhälfte der 5. Exopodite am Anfang des abgeflachten Teiles derselben unmittelbar hinter der Kiemenmulde (*ca*).

Wie gewaltig die Reusen von *Oniscus* entwickelt sind, lehrt am besten ein Vergleich der Fig. 12, Taf. VII mit denselben (und bei der gleichen Vergrößerung [× 340] dargestellten) Gebilden von *Porcellio scaber* (Fig. 14), d. h. bei diesen letzteren sind die Strahlenhaare von der Feinheit, wie wir sie auch an einigen andern Stellen der Exopodite antreffen.

Was nun die Verteilung dieser kleinen gewöhnlichen Strahlenhaare betrifft, so sind sie an den *Oniscus*-Pleopoden reichlich vertreten. Hierbei muß ich darauf aufmerksam machen, daß die Innenränder der 5. Exopodite der ganzen Länge nach tief rinnenartig ausgehöhlt sind (Taf. VII, Fig. 9 *r*), eine Einrichtung, welche ebenfalls die Leitung des Wassers vom After und den Uropoden aus nach vorn erleichtert, da auch diese Rinnen das Wasser durch Capillarität aufsaugen. In der Hinterhälfte dieser Rinnen sind die kurzen Strahlenhaare reichlich zu finden und schließen sich dann vorn an die Reuse, vor deren Strahlenhaaren übrigens noch andre viel kleinere zerstreut sind (Taf. VII, Fig. 12).

Schwächere Innenrandlängsrinnen treffen wir auch an den 3. und 4. Exopoditen und diese sind wieder mit kleinen Strahlenhaaren besetzt. Der Innenrand der 2. Exopodite ist in beiden Geschlechtern reichlich behaart, und einfache Strahlenhaare ziehen sich ferner am ganzen Rand des Innenzipfels der 1. Exopodite hin, also außen und innen.

An den Muldenfalten, welche nach der obigen Erörterung den Hauptteil der Exopodite vom Außenlappen abgrenzen, bemerkt man eine Flur zarter Riefen, an welchen nicht selten Fremdkörper festhaften. Diese Riefen sind bald mehr bald weniger in sehr feine Fäserchen kammartig ausgezogen und ähneln dadurch ebenfalls den Strahlenhaaren. Diese Flur von Riefen zieht also den Muldenfalten entlang und zwar an den 1. und 2. Exopoditen in guter Ausbildung, während sie an den 3.—5. allmählich schwächer werden.

Alle diese cuticularen Gebilde an den Exopoditen der *Oniscus*, die Riefen, die großen und kleinen Strahlenhaare hängen zusammen mit der die Atmung fördernden Flüssigkeit zwischen den Pleopoden, teils dadurch, daß sie dieselbe filtrieren, teils dadurch, daß sie das Wasser aufsaugen oder bei den fächelnden Bewegungen peitschend schlagen. Im Gegensatz dazu fehlen denn auch bei manchen andern Isopoden, welche auf Wasseratmung nicht mehr angewiesen sind, diese Haargebilde vollständig. Im vorigen betonte ich schon, daß bei der Behaftung mit gefärbter Flüssigkeit die Außenlappen dieselbe nicht annehmen, insbesondere also die Gebiete der silbernen Streifen frei von Flüssigkeit bleiben. Dies liegt nicht nur daran, daß die Außenlappen höher liegen als die Hauptteile der Exopodite, sondern es wirkt hierbei gleichzeitig die besprochene Verteilung der Haargebilde mit, d. h. die Außenlappen sind vollkommen nackt und glatt, und gegen die von innen und unten andrängende Flüssigkeit bilden die Muldenfalten mit ihren Riefenfluren und ihrer treppigen Absetzung eine Schranke.

b. Porcellio und Tracheoniscus.

Stoller, Bepler und Herold haben sich bei der Besprechung der Atmungsorgane von *Porcellio* ganz oder vorwiegend auf *scaber* beschränkt, nur Herold hat noch den diesem ähnlichen *pictus* berücksichtigt. Wenn es auch, wie ich im folgenden zeigen werde, andre *Porcellio*-Arten gibt, welche sich besser als *scaber* an *Oniscus* anschließen, so will ich doch zunächst ebenfalls den *scaber* ins Auge fassen.

Bei *Porcellio scaber* und Verwandten kommen also Trachealsysteme nur in zwei Paaren vor, nämlich an den 1. und 2. Exopoditen.

Über die baumartige Verästelung der Trachealsysteme des *scaber* sind alle neueren Forscher einig. Gerstäcker schrieb in der 1.—3. Lieferung der Isopoda in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Leipzig 1881, S. 94, über dieselben: »v. Siebold und Wagner glauben eine Spaltöffnung voraussetzen zu dürfen, während Duvernoy und Lereboullet in einer daselbst liegenden ovalen Grube mehrere feine punktförmige Öffnungen gefunden haben wollen.« Mit Recht macht Gerstäcker selbst (gegenüber Leydig u. a.) folgendes geltend: »Man überzeugt sich leicht durch den Druck mit dem Deckglase auf die unter Wasser befindlichen *Opercula*, daß die in ihnen angesammelte Luft in Form von Perlen an einer ausgebuchteten Stelle ... hervortritt und auf diese Art nach und nach entleert werden kann.«

Stoller (Fig. 4 und 7) und Herold (Fig. 17) haben für die einheitliche Ausmündung der *scaber*-Trachealsysteme so einwandfreie und auch durch meine Beobachtungen bestätigte Darstellungen beigebracht, daß hierüber nun völlige Klarheit herrscht. Herold schreibt auf S. 510: »Die Eingangsöffnung zum weißen Körper ist leicht aufzufinden, sie liegt am Grunde der flach schüsselartigen Einsenkung, am postalen Rande des Außenastes.«

Da, wie wir sehen werden, im Bau der *Porcellio*-Exopodite ganz erhebliche Verschiedenheiten bestehen, muß eine genaue vergleichend-morphologische Klärung über mehrere Charaktere derselben gewonnen werden. Im vorigen hob ich bereits die Muldenfalten (*mf*, Taf. VIII, Fig. 15) hervor, welche an den 3.—5. Exopoditen die Kiemenmulden von den Außenlappen trennen. Nun treten aber, wie aus Taf. VII und VIII Fig. 16 und 18 (für die 1. und 2. *scaber*-Exopodite) ersichtlich ist, auch an diesen beiden vordersten Exopoditen, trotz des Mangels der Kiemen, gebogene Leisten auf (*tfl*), so daß sich die Frage erhebt, sind diese Leisten den vorigen Muldenfalten homodynam oder nicht? — Wer nur *scaber* und ähnliche Arten in Betracht ziehen würde, gäbe hierauf sicher eine bejahende Antwort. Trotzdem liegt die Sache ganz anders, wie uns ein Vergleich mit den Arten der *ratzeburgii-balticus*-Gruppe lehrt. An den 3.—5. Exopoditen dieser treten nämlich zweierlei Leisten auf (vgl. Taf. VII, Fig. 11 für *ratzeburgii*), außerhalb der bekannten Muldenfalte noch eine andre weiter auswärts (*tfl*), die in engster Beziehung zum Trachealsystem steht. Auch in diesen Fällen sind die Gebiete außerhalb der Muldenfalten Außenlappen. Aber diese Außenlappen zerfallen durch die äußere Leiste in zwei Unterabteilungen, nämlich eine höher gelegene äußere und eine treppig abgestufte, also tiefer gelegene innere. Die von einer zarten Haut überzogene äußere Unterabteilung nenne ich Trachealfeld, weil in dessen Bereich stets die Mündungen der Trachealsysteme zu finden sind, die innere Unterabteilung, das Zwischenfeld, ist lediglich ein trennender Riegel gegenüber der Kiemenmulde. Die das Trachealfeld nach innen als scharf abgesetzte und nach außen steil abfallende Kante begrenzende Trachealfeldleiste (*tfl*) ist nun, wie aus diesem Vergleich mit aller Deutlichkeit hervorgeht, diejenige, welche an den 1. und 2. Exopoditen von *scaber* und Verwandten (Taf. VIII, Fig. 16) allein vorkommt, d. h. an diesen ist eine Muldenfalte nicht mehr ausgebildet.

Über diesen vergleichend-morphologischen Begriff des Trachealfeldes und der Trachealfeldleiste mußte aber zunächst Klarheit gewonnen werden, um die Lage der Atemöffnungen genau bestimmen zu können und weiterhin auch die Abweichungen im Bau der Exopodite sicherzustellen.

Was zunächst die von Gerstäcker erwähnte »ausgebuchtete Stelle« betrifft, so habe ich dieselbe in Taf. VIII, Fig. 16 und 18 mit *e* gekennzeichnet. Es handelt sich um einen bei *scaber* in beiden Geschlechtern auftretenden, den übrigen mitteleuropäischen *Porcellio*-Arten aber fehlenden, kerbartigen Einschnitt, welcher sich als Furche über das Trachealfeld fortsetzt und gerade auf den Eingang ins Trachealsystem zuführt. Hat man frisch amputierte Exopodite in Untersuchung, wie deren eines in Taf. VIII, Fig. 18 dargestellt wurde, dann läßt sich zu wiederholten Malen durch Druck auf das Deckgläschen eine Luftblase hervorpressen, und zwar stets in der ebengenannten Furche (*l*, Taf. VIII, Fig. 18).

Die Trachealfelder von *scaber* sind durch eine Struktur ausgezeichnet, welche Bepler also beschrieb (S. 30): »Die Oberfläche dieses Stückes hat eine netzartige Struktur, die bei durchfallendem Lichte schwarz, bei reflektiertem Lichte weiß erscheint. Die Maschen des Netzes sind Furchen, die die Oberfläche in Felder zerlegen, die ebenfalls wieder kleinere Furchen tragen. Stoller mißt dieser Struktur auch eine besondere Bedeutung für die Atmung bei.« Diese Angaben entsprechen Stollers Fig. 3 *a* und *b*, welche allerdings nach meinen Beobachtungen die Wirklichkeit übertrieben darstellt. Herolds Fig. 18, obwohl ebenfalls *scaber* betreffend, ist so abweichend, als handle es sich um einen ganz andern Isopoden. Nach meinen Beobachtungen hat nun freilich die Konservierungsweise des Untersuchungsobjektes auf das Aussehen der Trachealfelderstruktur einen erheblichen Einfluß. Daher habe ich selbst zwei verschiedene Ansichten beigebracht, und zwar Taf. VIII, Fig. 16 *tff* nach dem Präparat eines Alkoholobjektes, in welchem die Trachealfelder völlig durchsichtig sind, und Taf. VIII, Fig. 19*tf* nach einem frisch amputierten Exopodit, an welchem die Trachealfelder grauschwärzlich verdunkelt sind. Es geht jedoch aus beiden Darstellungen hervor, daß die Zwischenräume zwischen den zellenähnlichen Feldchen von Stoller und Herold viel zu breit angegeben worden sind. Hiervon abgesehen, stimmt meine Fig. 16 *tff*, Taf. VIII annähernd mit Herolds Fig. 18

überein, doch fand ich die einzelnen Feldchen noch unregelmäßiger gewunden begrenzt, wie denn überhaupt die zahllosen feinen Windungen physiologisch bedeutsam sind. An den frischen Objekten (Taf. VIII, Fig. 19 *tf*) erscheinen die Grenzen der Feldchen im durchfallenden Lichte schwarz, während sich innerhalb jedes einzelnen Feldchens wieder gewundene hellere Linien bemerklich machen, die an den Alkoholobjekten schwerer zu sehen sind. Was nun die grauschwarze Farbe der Trachealfelder betrifft, so ist sie, wie gesagt, nur an frischen Organen zu sehen und verschwindet an diesen nach längerer Zeit. Es ergibt sich hieraus, daß diese grauschwarze Farbe lediglich durch eine sehr feine, zwischen den zahllosen Strukturwindungen haftende Luftschicht hervorgerufen wird.

Diese Eigenschaft der Trachealfelderstruktur ist aber physiologisch sehr wichtig, weil sie das Eindringen von Wasser verhindert, indem dieses in der Nachbarschaft der Atemöffnungen nicht adhärieren kann. Im vorigen haben wir das auch bereits experimentell dadurch klargestellt, daß bei den Färbungen mit roter Flüssigkeit, welche die Pleopoden im übrigen ebenfalls färbten, die Trachealbezirke dennoch dauernd weiß blieben, also unberührt von der roten Flüssigkeit. Bei *Porcellio scaber* überzieht die Feldchenstruktur nicht nur die ganzen Trachealfelder, sondern sie dehnt sich auch noch über ein Stück der Ventralfläche aus (Taf. VIII, Fig. 18 *tf*), so daß wir ein oberes und unteres Trachealfeld unterscheiden können. Das untere Trachealfeld erreicht aber nur die halbe Größe des oberen. Mit den Trachealfeldern hört bei *scaber* die Zellstruktur der Exopodite vollständig auf.

Die strauchartig verästelten Trachealsysteme (Taf. VIII, Fig. 18) entsenden ihre Verzweigungen nach allen Seiten, nach innen jedoch stärker als nach außen. Da es nach Stollers Fig. 1 so scheint, als wenn unterhalb des oberen Trachealfeldes keine Verzweigungen mehr vorkämen, betone ich ausdrücklich, daß sich solcher genug unter der inneren Hälfte desselben vorfinden. Die Endverzweigungen sind so zart, daß sie an Alkoholobjekten meistens ganz unsichtbar werden. An frischen Organen dagegen sieht man leicht, wie die oft in zahllose Perlchen zerteilte Luft (Taf. VIII, Fig. 19 *lk*) an den blassen Wänden haftet bis zu den abgerundeten Enden der zarten Kanäle. Wenn Bepler vom »weißen Körper« behauptet, daß »jede Möglichkeit eines Gaswechsels fehlt«, so beruht das einfach auf seinen höchst mangelhaften Beobachtungen. So schreibt er z. B.: »nach den anatomischen Befunden ist der spezielle Teil nicht besonders reich von Blut durchströmt«.

Aber das Gegenteil ist wahr, wie schon meine obigen Amputationsversuche beweisen. Von der außerordentlichen Zartheit der Trachealröhrchen, die also dadurch zu einem Gasaustausch mit dem vorbeifließenden Blute höchst geeignet sind, hat sich in seinen histologischen Untersuchungen (Zool. Jahrbücher 1909) auch BERNECKER überzeugt, indem er »am weißen Körper die unmeßbar dünnen Zellen« hervorhebt. Übt man leichte Stöße auf das Deckgläschen aus, unter welchem frische Exopodite in Wasser oder Glyzerin liegen, dann überzeugt man sich auch leicht, daß die Trachealsysteme innerhalb der Exopodite sehr beweglich sind, indem sie wie eine in Wasser leicht flottierende Pflanze hin und her gehen. Durch irgendwelchen natürlichen Druck, mag er vom Blutgefäßsystem oder von Pleopodenmuskeln oder von Körperbewegungen ausgeübt sein, werden also die Verzweigungen der Trachealsysteme ebenfalls hin und her geschoben werden müssen, wodurch der Gaswechsel erleichtert wird. HEROLDS Angabe, daß die Feldchenstruktur auch »in den Hauptästen« der Trachealsysteme angetroffen wird, kann ich bestätigen. Seine Auslegung, daß »die Eingänge und das Lumen nicht kollabieren dürfen«, ist zweifellos zutreffend.

An den 5. Exopoditen von *P. scaber* sind die schon erwähnten Reusen (Taf. VIII, Fig. 14) deutlich ausgeprägt, wenn auch stark abgeschwächt im Vergleich mit *Oniscus*. Viel schwächer ausgebildet sind auch die Innenrandlängsrinnen. Die Strahlenhaare zeigen überhaupt eine ähnliche Verbreitung wie bei *Oniscus*, aber in viel spärlicherer Anordnung. Dieser Umstand im Zusammenhang mit den für das Leben der *scaber* unentbehrlichen Trachealsystemen der 1. und 2. Exopodite lehrt uns, daß im Vergleich mit *Oniscus* diese Tiere sich viel weiter von der Wasserannahme und Kiemenatmung emanzipiert haben. —

Indem ich die Atmungsorgane aller unsrer mitteleuropäischen *Porcellio*-Arten untersuchte, kam ich bald zu der Überzeugung, daß ein Teil derselben hinsichtlich der Beschaffenheit der Trachealfelder und der Ausmündungsweise der Trachealsysteme Verhältnisse aufweist, welche von den an der Hand des *scaber* besprochenen so wesentlich abweichen, daß sie auch in phylogenetischer und systematischer Hinsicht von großer Bedeutung sind.

Mit den systematischen Fragen habe ich mich in einem andern Aufsatz näher beschäftigt[1]), während ich mich hier auf das im Zusammenhang dieser Arbeit Notwendigste beschränken werde.

---

[1]) Zur Kenntnis der Entwicklung der Trachealsysteme und der Untergattungen von *Porcellio* und *Tracheoniscus*, Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr., Berlin 1917, N. 3, S. 195—223, mit 7 Abb.

Bekanntlich haben verschiedene Forscher schon längst insofern zwei Gruppen von *Porcellio*-Arten unterschieden, als sich Formen mit zwei Paar Trachealsystemen an den 1. und 2. und andre mit fünf Paaren derselben an allen Exopoditen gegenüberstehen. Verschiedene Gründe haben bisher verhindert, daß dieser Gegensatz in bestimmten Bezeichnungen zum Ausdruck gebracht worden ist. Durch meine Untersuchungen über die Atmungsorgane hat sich aber eine wesentlich andre Sachlage ergeben, indem ich nachweisen konnte, daß dem Gegensatz in der Zahl der Trachealsysteme ein noch wichtigerer im Bau derselben parallel geht. Hieraus ergab sich dann die notwendige Konsequenz, die ohnehin überaus formenreiche Gattung *Porcellio* in zwei neue Gattungen zu zerteilen, nämlich *Porcellio* s. str. mit zwei Paar Trachealsystemen und *Tracheoniscus* n.g. mit fünf Paaren.

Typische *Tracheoniscus*-Arten sind also *ratzeburgii* und *rathkei* B. L. sowie *balticus* Verh. Schon ein flüchtiger Blick auf die Trachealfelder dieser Arten zeigt uns ein von *scaber* und Verwandten außerordentlich abweichendes Bild, indem sich nicht ein gleichmäßiges Feld erstreckt, sondern hochgewölbte Wülste und tiefe Querfurchen ziemlich unregelmäßig miteinander abwechseln. Diesen Eindruck (Taf. VII, Fig. 10) gewinnt man wenigstens an den in Alkohol konservierten Objekten, und zwar ist das Bild von dem für *scaber* besprochenen so verschieden, daß man sich zunächst vergeblich bemüht, es mit diesem in Einklang zu bringen. Dies würde überhaupt nicht möglich sein, ohne zum Vergleich frisch amputierte Exopodite lebender Individuen heranzuziehen. Nach einem solchen frisch abgenommenen Exopodit des *balticus* ist Taf. VIII, Fig. 17 entworfen. Hier bot sich mir zum ersten Male die überraschende Erscheinung von Trachealsystemen, welche nicht unter der Trachealfeldleiste, sondern ganz außen am Seitenrande ausmünden, noch dazu nicht mit einer großen, sondern mit einer ganzen Reihe von kleinen Atemöffnungen, die ich als Mikrostomata bezeichne (*msto*, Taf. VIII, Fig. 17, 20 und 21).

Die Trachealsysteme des *balticus* sind zwar nicht so groß wie diejenigen des *scaber*, was man schon daran erkennt, daß im durchfallenden Lichte die Hauptmasse nicht so tief dunkel erscheint, also ein Zeichen, daß die eingeschlossene Luftmasse geringer ist, aber trotzdem ist die allgemeine Lage und die radiäre Anordnung der nach allen Richtungen sich verteilenden Verzweigungen dieselbe wie bei *scaber*. Es fehlt aber die große Ausmündung unter der Trachealfeldleiste, und statt ihrer sehen wir, daß eine Reihe einfacher Trachealröhrchen nach außen bis zum Rande durchläuft und hier dicht oberhalb des scharfen Seitenrandes in kleinen Grübchen ausmündet. Die Zahl der Microstomata und die Größe der Ausführungsröhrchen ist verschieden und zwar einerseits variabel, anderseits verschieden nach den Exopoditen. Ich zählte z. B.

bei einem *balticus* ♂	am	1.	Exopodit	12—13	Microstomata,
	»	2.	»	8—9	»
	»	3.	»	6—8	»
	»	4.	»	6—8	»
	»	5.	»	3—4	»
bei einem *rathkei* ♀	»	1.	»	10—11	»
	»	2.	»	9—10	»
	»	3.	»	8—10	»
	»	4.	»	8—9	»
	»	5.	»	4—5	»

Diese Beispiele sind Präparaten von Alkoholobjekten entnommen, wobei zu bemerken ist, daß die Zahlen nur die deutlich sichtbaren, mit Microstoma endigenden Trachealröhrchen bezeichnen, während hier und da noch das eine oder andre sehr kleine und hinsichtlich seiner Ausmündung zweifelhafte Röhrchen in Betracht kommen kann. Auch an den frisch amputierten Exopoditen ist es nicht ganz leicht, die Zahl der Microstomata genau anzugeben, weil das Kaliber einiger Mündungsröhrchen sehr fein ist und daher die Luft aus ihnen schnell verschwindet. An dem in Fig. 17, Taf. VIII dargestellten 1. Exopodit des *balticus* ♀ sind acht Mündungsröhrchen durch ihren Luftinhalt als solche gekennzeichnet, und unter ihnen haben zwei ein stärkeres Kaliber als die übrigen. Daß es sich hier wirklich um wandständige Microstomata handelt, wird nicht nur durch das mikroskopische Bild bewiesen, sondern auch durch den Luftaustreibversuch. Übt man nämlich einen Druck auf das Deckglas aus, dann läßt sich an den frischen, in Wasser eingelegten Exopoditen unmittelbar beobachten, wie kleine Luftbläschen (*l*, Taf. VIII, Fig. 17) an mehreren Microstomata hervorperlen und zwar gewöhnlich an den größeren derselben, während an der für *scaber* festgestellten Stelle überhaupt keine Luft austritt.

Es ist sicher kein Zufall, daß der Außenrand der Trachealbezirke gerade bei den typischen *Tracheoniscus*-Arten mit Tastborsten besetzt ist (Taf. VIII, Fig. 20 und 21), während derselbe bei *scaber* und Verwandten vollkommen nackt bleibt, es erscheint vielmehr durchaus begreiflich, daß sich die *Tracheoniscus* mit diesen bei *balticus* übrigens sehr kurzen und zum Teil versteckt sitzenden Sinneskegeln über die Beschaffenheit der Randgebiete orientieren und dieselben bei etwaiger Verunreinigung mit den hintersten Beinen säubern können.

Eine zellenähnliche Felderstruktur der Trachealfelder, wie sie oben von *scaber* beschrieben wurde, gibt es bei den *Tracheoniscus* überhaupt nicht, und dieser Umstand führt mich auf eine merkwürdige Erscheischeinung, daß nämlich die Trachealfelder des *balticus*, auch vom Luftgehalt abgesehen, einen höchst verschiedenartigen Anblick gewähren, je nachdem man sie nach frischen oder nach Alkoholobjekten betrachtet. Taf. VIII, Fig. 20 und 21 stellen Teile eines Trachealfeldes dar, welches sich im frischen Zustande unmittelbar nach der Amputation befindet. In Taf. VIII, Fig. 20 bemerkt man außer einigen Trachealverzweigungen und zahlreichen Blutkörperchen viele unregelmäßig gewundene kurze Linien, ebenso in Taf. VIII, Fig. 21. Diese kurzen Runzeln sind die einzige Struktur, welche man an der sehr zarten Haut wahrnimmt, die in dem Trachealfeld ausgespannt ist. Vergleicht man aber mit diesen Bildern die Trachealfelder von Alkoholobjekten (Taf. VII, Fig. 10 und 13 zeigt die allerdings nicht unerheblich abweichenden des *ratzeburgii*), dann wird der Anschein erweckt, als lägen Organe einer ganz andern Art vor. Die Trachealfelder zeigen sich nämlich der Quere nach zerklüftet in die schon obenerwähnten Wülste und Furchen, wobei man auf den äußeren viele der genannten Runzeln bemerken kann, während die letzteren vorwiegend gegen die Microstomata streichen.

Diese verschiedenartigen Bilder der frischen und der Alkoholobjekte lassen sich jedoch sehr wohl in Einklang bringen durch folgende Überlegung: Die im Trachealfeld ausgespannte Haut ist der zarteste und daher nachgiebigste Teil des ganzen Exopodit. Tritt nun durch die Alkoholkonservierung eine gewisse Schrumpfung ein, dann kommt deren Folge am Trachealfeld am ehesten zur Geltung. Unter diesem ist die Leibesflüssigkeit nämlich teilweise verschwunden, so daß sich die nachgiebige Trachealfeldhaut senken kann. Nun liegen aber unter demselben eine Reihe von Trachealrohren. Tie Trachealfeldhaut erzeugt also, indem sie sich auf die Trachealrohre legt, die genannten Wülste, während sie sich zwischen denselben noch weiter einsenkt und dadurch die Furchen bildet. Dazu kommt, daß bei der Schrumpfung in Alkohol das ganze Trachealsystem mehr als bei *scaber* und Verwandten nach außen gedrängt wird, weil es durch die Microstomata bei *Tracheoniscus* nicht innen, sondern außen am Trachealfeld befestigt ist.

Im 6. Kapitel unter Nr. I habe ich auseinandergesetzt, daß bei *scaber* nach Entfernung der 1. und 2. Exopodite der Tod eintritt, während *balticus* die Entfernung aller Exopodite (in Übereinstimmung mit *Oniscus*) andauernd übersteht.

Wie verhalten sich zu diesem Gegensatze die im vorigen besprochenen Atmungsorgane beider Arten? —

Der stärkeren Blutung, welche bei der Entfernung der 1. und 2. Exopodite des *scaber* eintritt, entsprechen auch die voluminöseren Trachealsysteme desselben. Was aber die besprochenen Gegensätze in der Beschaffenheit der Ausmündungen anbelangt, so liegt es auf der Hand, daß wir es in den kleinen Microstomata von *Tracheoniscus balticus* nicht nur mit den phylogenetisch primitivsten Öffnungen von Atemröhrchen zu tun haben, sondern auch mit Organen, welche physiologisch viel weniger leistungsfähig sind als die großen und unter der Trachealfeldleiste mündenden, durch ein besonderes Netzwerk geschützten einheitlichen Atemöffnungen von *scaber* und Verwandten. Weil die einzelnen Trachealsysteme von *Tracheoniscus* weniger leistungsfähig sind, treten sie eben in der größeren Zahl von fünf Paaren auf, während umgekehrt ihre Zahl erst dann auf zwei Paare sekundär reduziert werden konnte, als die größere Vollkommenheit der beiden vorderen Paare die drei hinteren schwächeren durchaus ersetzte. Man darf ferner erwarten, daß, wenn bei den *Tracheoniscus* die Trachealsysteme für die Atmung noch nicht die überragende Bedeutung erlangt haben wie bei *Porcellio* s. str., sich auch in der Beschaffenheit der Endopodite ein Gegensatz bemerklich machen müsse. Dies konnte ich tatsächlich ebenfalls nachweisen, d. h. die *Porcellio*-Endopodite sind im Vergleich mit denen der *Tracheoniscus* entschieden einfacher geworden. Während wir nämlich an den 3.—5. Endopoditen des *balticus* bemerken, daß der Hinterrand innen dreieckig nach hinten vorragt (Taf. VII, Fig. 11), ist er bei *scaber* (Taf. VIII, Fig. 15) völlig zugerundet. Außerdem ragen die *balticus*-Endopodite oben innen in einen Längswulst vor, der sich auch noch über den Hinterrand fortsetzen kann (*w*, Taf. VII, Fig. 11), während diese Wülste bei *scaber* fehlen. Eine obere grubige Aushöhlung (*fo*, Taf. VII, Fig. 11) kommt beiden Formen zu, doch ist sie bei *balticus* erheblich tiefer. Alle diese Unterschiede laufen aber darauf hinaus, daß die Kiemenendopodite des *balticus* der größeren Bedeutung für die Atmung entsprechend auch eine größere Oberfläche besitzen, denn sowohl der dreieckig erweiterte Hinterrand als auch die genannten Randwülste sind Ausstülpungen, welche die Oberfläche, die von Flüssigkeit umgeben werden kann, vergrößern.

Somit habe ich den Beweis erbracht, daß die genannten Gegensätze in der Physiologie der Atmungsorgane von *scaber* und *balticus* in bestem Einklang stehen mit Gegensätzen im Bau dieser Organe. Was schließlich die Strahlenhaare betrifft und die Ausprägung der Reusen an den 5. Exopoditen, so zeigen sich dieselben im Vergleich mit *Oniscus* bedeutend abgeschwächt, dagegen stärker als bei *scaber*. Eine dichte geschlossene Flur riesiger Strahlenhaare ist nämlich in den Reusen nicht zu bemerken, nur einzelne längere finden sich innen gegen die Innenrandrinne. Bemerkenswert ist ein Vergleich mit *Tracheoniscus ratzeburgii* insofern, als dieser in den Reusen ungefähr mit *Oniscus murarius* übereinstimmt. Hiermit harmoniert aber wieder das biologische Verhalten beider Arten, denn *ratzeburgii* mit seinen großen Reusen, also stärkerem Wasserbedürfnis, ist eine ausgesprochene Waldform, zudem der einzige deutsche Porcellionide, welcher noch an und über den Baumgrenzen angetroffen wird, während *balticus* stets an sonnigen, steinigen, offenen Plätzen lebt, entsprechend seinen kleinen Reusen, also geringerem Wasserbedürfnis. Die eben besprochene, im Vergleich mit *scaber* größere Oberfläche der Kiemenendopodite kommt übrigens bei *ratzeburgii* auch noch entschiedener zum Ausdruck als bei *balticus*, namentlich durch die auch am Hinterrande recht deutlichen Wülste (*w*, Taf. VII, Fig. 11).

Auf andre *Porcellio*- und *Tracheoniscus*-Arten kann ich hier nicht näher eingehen, da mir zurzeit lebende Objekte nicht zur Verfügung stehen, hoffe aber später darauf zurückzukommen. Erwähnt sei vorläufig nur, daß *Porcellium* als Untergattung zu *Tracheoniscus* gehört und die Arten dieser Gruppe ebenso wie die als *Protracheoniscus* m. zu vereinigenden Arten *politus* Koch u. Verh. sowie *orientalis* Uljanin u. B. L. u. a. durch ihre sehr kleinen, grubenartigen Trachealfelder ausgezeichnet sind.

Wichtig für die Beurteilung der Reusen und der Wasserleitung ist ferner die Tatsache, daß bei *Porcellio* (*Metoponorthus*) *pruinosus* B. L. die Reusen außen vollkommen erloschen und innen nur noch sehr schwach entwickelt sind, während sie bei *Tracheoniscus* (non *Metoponorthus*) *orientalis* Ulj. B. L. vollständig fehlen. Beide Arten müssen aber als wärmeliebende, xerophile angesprochen werden, kommt doch *pruinosus* in Deutschland nur an offenen, recht sonnigen Orten vor, während der durch asiatische Steppen verbreitete *orientalis* auch von mir in der rumänischen Steppe bei Giurgiu und im Banat bei Herkulesbad nachgewiesen worden ist. Die starke Reduktion bzw. völliger Mangel der Reusen bezeugen hier also, daß sich diese Arten von der Feuchtigkeit sehr emanzipiert haben, wird doch *pruinosus* bekanntlich gegen Austrocknung durch ein wachsartiges Secret seiner Rückendrüsen geschützt.

c. Armadillidium.

Die Atmungsorgane von *Armadillidium* sind bisher wenig und unter den schon mehrfach genannten Forschern nur von Herold berücksichtigt worden. Von *A. nasutum* B. L. lieferte er in seiner Fig. 20 ein recht hübsches Bild der in sechs mehr oder weniger getrennte Büschel geteilten Trachealsysteme der vorderen Exopodite. Auf S. 510 schreibt Herold über *nasutum* folgendes: »Im Grunde der postalen Einmuldung liegen die Öffnungen von fünf bis sieben einzelnen Einstülpungen, die sich nach kurzem Verlaufe plötzlich in viele einfache Blindschläuche teilen und dadurch den Eindruck eines Besens hervorrufen.« Herold bezeichnet seine dazu gehörige Fig. 20 als »nach einem Kalilaugepräparat« entworfen. Ich selbst habe ganz ähnliche Bilder an frisch amputierten Exopoditen des *Arm. portofinense* Verh. gewonnen, besonders deutlich dann, wenn durch Druck auf das Deckgläschen ein Teil der in den Trachealsystemen enthaltenen Luft ausgetrieben wurde. Im ganzen muß hervorgehoben werden, daß die Pleopoden von *Armadillidium* (*vulgare*, *depressum*, *portofinense*) in Gestaltung und Bau eine weitgehende Ähnlichkeit mit denen der echten Porcellionen (also *scaber* und Verwandten) aufweisen, jedoch in der Ausmündungsweise von ihnen abweichen. Wenn Herold (S. 508) die Trachealsysteme von *Porcellio* »*rathkei* und *ratzeburgii*« mit denen des *Armadillidium* vergleicht und »eine gewisse Ähnlichkeit« derselben behauptet, so kann ich das nicht nur nicht bestätigen, sondern muß im Gegenteil ausdrücklich den Gegensatz zu *Tracheoniscus* und den engen Anschluß an *Porcellio* s. str. betonen, d. h. der übereinstimmende Besitz von nur zwei Paar Trachealsystemen bei *Armadillidium* und *Porcellio* s. str. harmoniert bestens mit der weitgehenden Übereinstimmung im Bau der Pleopoden. Diese zeigt sich nicht nur in der allgemeinen Gestalt der Endo- und Exopodite, Verteilung und Bau der Trachealsysteme, sondern auch in der Anordnung und Struktur der Trachealfelder. Letztere enthalten wieder die schon bei *Porcellio* besprochenen zahlreichen Feldchen von unregelmäßig gewundener Gestalt, und auch innerhalb jedes Feldchens bemerkt man wieder die gewundenen Linien. Die Luft wird gleichfalls in der für *Porcellio* geschilderten Weise zwischen den Feldchen festgehalten und setzt sich diese Felderung fort in die großen Anfangsrohre aller Trachealbüschel.

Herold scheint die Atemmuskulatur zwischen den beiden Lamellen der Exopodite nur bei *Syspastus* beobachtet zu haben, von welcher Gattung er sie übrigens als durch »Querstreifung« ausgezeichnet beschreibt. Obwohl nun Herold seine Objekte von mir erhalten hat und somit unser beider Untersuchungsgegenstände derselben Gegend entstammen und mit demselben Alkohol gehärtet worden sind, habe ich eine Querstreifung, wie sie sonst gewöhnlich an Gliedertiermuskeln, z. B. an denen der Propodite, leicht erkennbar ist, bei 220facher Vergrößerung nicht erkennen können, sondern lediglich eine feine Längsstreifung. Herolds Fig. 22 gibt übrigens die Gewähr dafür, daß wir beide dieselben Muskeln im Auge haben.

Bei *Armadillidium* (und zwar *vulgare* und *depressum*) habe ich ebenfalls Atemmuskeln in den Exopoditen beobachtet, und zwar wiederum nur mit feiner Längsstreifung. Sie liegen unregelmäßig zerstreut hauptsächlich innen neben den Trachealsystemen und sind bei *m* in Fig. 23 und 24, Taf. VIII angedeutet. Es schien mir, als wenn sich einige dieser kleinen Muskeln auch an der Peripherie der Trachealsysteme ansetzten, doch konnte ich an meinen für histiologische Zwecke nicht bestimmten Objekten darüber keine sichere Aufklärung erhalten.

An der Oberfläche der 1. und 2. Exopodite von *Armadillidium* (Taf. VIII, Fig. 23 und 24) treffen wir also wieder die im Bogen verlaufenden Trachealfeldleisten (*tfl*) und unter ihnen eine Furche oder rinnenartige Tasche, in welche die aus getrennten Büscheln bestehenden Trachealsysteme münden. Da Herold für *nasutum* »fünf bis sieben« solcher Trachealbüschel angegeben hat, sei erwähnt, daß ich bei *portofinense* an den 1. Exopoditen ebenfalls sechs bis sieben beobachtet habe, dagegen an den 2. Exopoditen nur zwei. An frischen Objekten sind die einzelnen Trachealbüschel durch teilweises Auspressen der Luft sehr schön deutlich zu machen.

Die 3.—5. Exopodite (Taf. VIII, Fig. 25) mit ihren sehr kleinen Außenlappen (*a*) besitzen nicht die geringste Spur von Trachealsystemen.

Hinsichtlich der Reusen der 5. Exopodite ähnelt *Armadillidium vulgare* dem *Tracheoniscus balticus*, d. h. die im Bogen vom Innen- bis zum Außenrand sich erstreckenden Reusen bestehen vorwiegend aus kleinen Strahlenhaaren, während sie in der Innenhälfte zum Teil in längere Fasern ausgezogen sind. Dieser Reusenzustand harmoniert also mit der bei *Armadillidium* noch vorkommenden und im vorigen besprochenen Fähigkeit der Pleopoden im Wasser zu fächeln.

d. Armadillo.

Die Pleopoden von *Armadillo* sind bisher ganz unberücksichtigt geblieben, verdienen aber schon deshalb ein besonderes Interesse, weil diese Asseln zu denjenigen Formen gehören, welche sich von Wasser und Feuchtigkeit in besonders hohem Grade unabhängig gemacht haben. Obwohl *Armadillo* fünf Paar Trachealsysteme bewahrt hat, gehört diese Gattung doch zu den phylogenetisch sehr abgeleiteten, stellen sie doch unter den Isopoden die allervollkommensten Kugler dar. Hinsichtlich der Unfähigkeit zur Wasserleitung und der schwachen Ausbildung der Uropodenendopodite sei auf das Obige verwiesen.

Während bei *Armadillidium* die 3.—5. Exopodite mit den Unterlappen der 3.—5. Pleontergite fast eine einzige fortlaufende Fläche bilden, ragen die Innenränder der 3.—5. Unterlappen von *Armadillo* mehr rippenartig heraus, und die 3.—4. Exopodite liegen etwas versteckter. Ganz besonders wichtig ist aber das Verhalten der 5. Exopodite von *Armadillo*, da dieselben vollständig in die Tiefe gerückt sind. Diese veränderte Lage, welcher auch die noch zu erörternde eigentümliche Gestalt entspricht, ist aber das organisatorische Anzeichen für die Bedeutungslosigkeit der Wasserleitung im Sinne der andern Landasseln, denn durch dieselbe entsteht in der ehemaligen Leitungsbahn eine Lücke.

Während sich die Armadillidien hinsichtlich ihrer Pleopoden, wie wir gesehen haben, an *Porcellio* anschließen, stimmt *Armadillo* nicht nur in der Zahl der Trachealsysteme mit *Tracheoniscus* überein, sondern nähert sich diesen auch insofern, als die Trachealsysteme nicht unter einer Leiste eines weiten Trachealfeldes münden, sondern ganz am Außenrande in einer taschenartigen Einsenkung. Im übrigen weichen freilich die *Armadillo*-Pleopoden erheblich von denen aller Porcellioniden ab.

Die taschenartigen Einsenkungen werden am Hinterrand der 1. und 2. Exopodite außen durch eine treppige Abstufung angezeigt, während an den 3. und 4. eine schwache, an den 5. überhaupt keine Ausbuchtung zu finden ist (Taf. VII, Fig. 7). Die Mündungen aller Trachealsysteme liegen also in queren, schlitzartigen Taschen. Der dieselben begrenzende untere (äußere) Rand springt an den 1. und 2. Exopoditen weiter nach hinten vor als der obere (innere). An den 3. Exopoditen ist der untere Rand der Mündungstaschen leicht eingebuchtet, während der obere als stumpfwinkliger Lappen schützend gegen diese Bucht vorragt. An den 4. Exopoditen zeigt sich dasselbe, doch fehlt der stumpfe Winkel, da der obere Rand einfach zugerundet ist. Am unscheinbarsten ist die Mündungstasche der 5. Exopodite (Taf. VII, Fig. 7), an welchen der untere Rand sogar etwas hinter dem oberen zurückbleibt.

Die Innenlamelle aller Exopodite ist überaus dünn und besitzt keine auffallende Struktur, während man an der viel dickeren Außenlamelle eine runzelige bis wellig-zellige Struktur fast allenthalben bemerkt. Die bei andern Landasseln vorwiegend auf die Ränder beschränkten Tastborsten sind über den größten Teil der Oberfläche der Unterlamelle zerstreut, wenigstens an den 2.—4. Exopoditen, soweit sie freiliegen, d. h. es bleibt an den 3. und 4. nur das vorderste Drittel borstenfrei, weil dasselbe von vorhergehenden Exopoditen bedeckt wird. Die kleinen, aber sehr aufgetriebenen 1. Exopodite bleiben in der Mitte bei beiden Geschlechtern weit voneinander getrennt (während sie sich bei weiblichen *Armadillidium vulgare* in der Mediane berühren). Da die 2.—5. Exopodite sehr in die Quere gestreckt sind, erscheinen sie auffallend kurz. Es sind z. B. die 3. Exopodite des ♀ am Vorderrand mehr als doppelt so lang wie am Innenrand, (während bei *Armadillidium vulgare* ♀ der Vorderrand kaum eineinhalbmal länger ist als der Innenrand). Die 5. Exopodite des ♀ sind am Vorderrand zweieinhalbmal so lang wie am Innenrand (während bei *A. vulgare* ♀ der Vorderrand nur wenig länger ist als der Innenrand).

Die Exopodite von *Armadillo* greifen zwar immer noch dachziegelartig übereinander, aber diese Anordnung ist doch nicht mehr so entschieden zum Ausdruck gebracht wie bei der großen Mehrzahl der Landasseln. Daß aber eine leichte Verschiebbarkeit der Exopodite überhaupt nicht mehr in Betracht kommt, zeigt u. a. der Umstand, daß am Vorderrand der 4. und 5. Exopodite (Taf. VII, Fig. 7) etwas außerhalb der Mitte nach vorn eine stumpfe Zahnecke herausragt, die nur der ruhigen Anlehnung an die vorhergehenden Exopodite dienlich sein kann.

Besonders beachtenswert ist die Gestalt der 5. Exopodite, indem diese, ihrer Tieflegung und starken Querstreckung entsprechend, nur im hintersten Drittel der Innenhälfte beborstet ist und zugleich mit diesem beborsteten dreieckigen Hinterabschitt, an dessen Grunde man einen breiten, grubenartigen Quereindruck bemerkt, nach unten vorragen. Diese Vorragung der 5. Exopodite, welche vor dem After einen Wall bildet, dient als Schutz gegen die Faeces. Aus der vorigen Beschreibung ergibt sich, daß alle Exopodite so auffallend gebaut sind, daß jedes genau wiedererkannt werden kann, wenn man alle abgetrennt und vermengt hat.

Die Uropoden, welche bekanntlich mit ihren Propoditen auch an der Bildung der Kugeloberfläche teilnehmen, sind so fest eingefügt, daß sie nur sehr beschränkte Bewegungen von vorn nach hinten ausführen können. Die im vorigen besprochenen Reusen fehlen bei *Armadillo* vollständig, dagegen ist der Hinterrand der 5. Exopodite ebenfalls als Schutz gegen Fäces mit feinen Strahlenhaaren dicht gewimpert, während die Ränder der übrigen Exopodite nackt erscheinen.

Im vorigen wurde auseinandergesetzt, daß bei *Onisciden*, *Porcellioniden* und *Armadillidium* Exo- und Endopodite aneinander angepaßt sind, eine Anpassung, bei welcher einerseits die Beweglichkeit garantiert wird und anderseits ein Schutz der Endopodite durch die Exopodite. Als Ausdruck dieser Anpassung wies ich die Muldenfalten nach und die Absetzung der Exopodite in Kiemenmulden und Außenlappen. Während also bei jenen Gattungen Exo- und Endopodite dicht aneinander geschmiegt sind und beide gewöhnlich ungefähr gleich lang, daher auch beide innen länger als außen, sind bei *Armadillo* die innigen Beziehungen zwischen Exo- und Endopoditen verloren gegangen, was am auffallendsten dadurch zum Ausdruck gebracht wird, daß die Muldenfalten und Kiemenmulden vollständig fehlen und damit auch keine Außenlappen abgesetzt sind. Die 3.—5. Exopodite haben sogar unten einen wulstig vortretenden Vorderrand, und alle Exopodite sind infolge der starken Entwicklung der Trachealsysteme in der Außenhälfte dickwulstig aufgetrieben, in der Innenhälfte aber die 2.—4. vorwiegend flach.

Hinsichtlich ihrer Länge bleiben wenigstens die 5. Exopodite hinter ihren Endopoditen erheblich zurück (Taf. VII, Fig. 7) und alle Endopodite sind fast halbkreisförmig zugerundet.

Der genannten mangelnden Anpassung gemäß werden die drei Paar Atmungsendopodite von den 2.—5. Exopoditen mehr gemeinsam bedeckt. Die mangelnde Anpassung ist aber die höchst interessante morphologische Folge der physiologischen Veränderungen, nämlich des Wegfalles der Atembewegungen der Pleopoden und der Wasserleitung.

Die Endopodite der 3.—5. Pleopoden mit ihren sehr großen Epithelkernen lassen an in Alkohol gehärteten Objekten eine scharf abgesetzte helle Blutrücklaufbahn erkennen, deutlich abgehoben von dem übrigen dunkleren Inhalt. Diese helle Blutbahn krümmt sich im Bogen fast parallel dem Außenrand der Endopodite (Taf. VII, Fig. 7) und ist ungefähr so breit wie der sie vom Außenrand trennende Epithelstreifen.

Die Trachealsysteme sind einheitlich gebaut, d. h. sie münden an jedem Exopodit mit einer einzigen breiten Öffnung in die beschriebenen Mündungstaschen. Durch Deckgläschendruck konnte ich wieder die Luft aus der Öffnung frischer Exopodite herausdrängen. Jedes Trachealsystem besteht aus einer sehr dichten Masse von Röhrchen, und zwar strahlen dieselben nicht nur in die Exopodite aus, sondern auch in den breiten Schaft derselben. Innerhalb des Schaftes sind die Röhrchen kürzer und gleichmäßiger, aber dicht gedrängt, während sie gegen die Mitte der Exopodite an Länge und Kaliber sehr verschieden sind. Im 3. Exopodit z. B. reichen einige längere Trachealzweige fast bis zur Mitte, ein besonders starker, der in der Vorderhälfte gerade nach außen streicht, noch bis über die Mitte. Die Verzweigung ist eine reichliche und unregelmäßige und kann sich, wie aus Fig. *A* ersichtlich wird, viermal wiederholen (*a*—*d*). Mit den wiederholten Verzweigungen nimmt das Kaliber der Röhrchen allmählich ab.

Die Trachealsysteme reichen in der Querrichtung am 1. Exopodit über mehr als zwei Drittel hinaus, d. h. — vom innersten Zipfel abgesehen — sind die ganzen 1. Exopodite von Trachealröhrenmassen durchsetzt.
Am 2. Exopodit reichen die Röhrchen bis zur Mitte,
am 3. Exopodit fast bis zur Mitte,
am 4. und 5. sind sie wieder bis über die Mitte ausgedehnt.

Es ergibt sich aus dieser Ausbreitung der Trachealsysteme, daß ihre physiologische Bedeutung, namentlich derjenigen der 3.—5. Exopodite, im Vergleich mit *Tracheoniscus* eine erheblich größere ist, so bedeutend jedenfalls, daß die Trachealsysteme von *Armadillo* das Atembedürfnis dieser Tiere allein zu befriedigen vermögen. Das schließt nicht aus, daß die 3.—5. Endopodite namentlich in Zeiten gesteigerter Lebenstätigkeit dem Organismus doch noch nützlich sind. *Armadillo* besitzt unter allen Pleurotracheata die am stärksten entwickelten Trachealsysteme und muß überhaupt in den verschiedensten Richtungen als eine phylogenetisch sehr abgeleitete Gattung betrachtet werden.

An den frischen Exopoditen überzeugt man sich durch wiederholte kurze Stöße mit dem Deckgläschen, daß ein Strom von Flüssigkeit am Hinterrand von außen nach innen eindringt und die hintere Hälfte der Trachealmassen flottieren läßt, während die vorderen inneren Trachealverzweigungen sich befestigt erweisen und auch durch oft wiederholte Stöße nicht aus ihrer Lage zu verdrängen sind. Die Mitte der Trachealsysteme erscheint, solange diese nicht gedrückt wurden, vollkommen schwarz. In den wiederholt gepreßten Trachealröhrchen haften zahllose winzige Luftteilchen. Zwischen den Verzweigungen zerstreut finden sich zahlreiche Blutkörperchen. Es wäre begreiflich, daß die Exopodite von *Armadillo* bei ihrer starken Aufblähung und der breiten Anwachsung der Atemmuskeln nicht bedürften, indessen habe ich hier und da einige Stränge beobachtet, welche vielleicht kontraktiler Natur sind. Vollkommene Sicherheit konnte ich darüber jedoch nicht erlangen.

e. Die Gestalt der 3.—5. Endopodite in Beziehung zur Atmung.

Die verschiedene gestaltliche Anpassung der 3.—5. Endopodite an die Atmung wird in recht anschaulicher Weise durch Taf. VII, Fig. 5 und 7 erläutert, d.h. bei *Ligidium hypnorum* ragen namentlich die

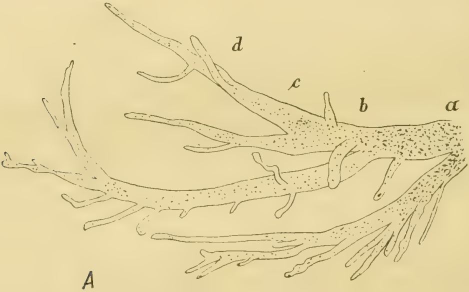


Fig. A. *Armadillo officinalis* ♀ B. L.
Trachealverzweigungen aus einem 3. Exopodit, welche besonders weit nach innen ausgedehnt sind. *a—d* viermalige Gabelung, × 220.

5. Endopodite so weit nach hinten und außen heraus, daß sie kaum von ihren Exopoditen bedeckt werden können, während sie bei *Armadillo officinalis* völlig abgerundet sind und ganz versteckt liegen. Bei *Ligidium* sind diese Endopodite fast allein die Träger der Atmung und zu rhythmischen Bewegungen im Wasser bestimmt. Mit ihrem zungenförmigen Fortsatz strecken sie sich dem Wasser entgegen. Bei *Armadillo* aber spielen die Endopodite nur noch eine sekundäre Rolle und kommen gewöhnlich mit dem Wasser gar nicht mehr in Berührung. Sie sitzen daher auch so breit auf und sind so gedrungen gestaltet, daß sie für ein Fächeln im Wasser ganz ungeeignet geworden sind. Unter den Trichonisciden finden wir die Kiemenendopodite sogar

vollständig in Zipfel zerspalten, um eine ausgiebige Berührung mit dem Wasser zu gestatten. Für *Mesoniscus* findet man entsprechende Abbildungen auf Taf. 28 in meinem 17. Isopodenaufsatz, Zool. Jahrbücher 1914.

Der Gegensatz zwischen *Porcellio scaber* (Taf. VIII, Fig. 15), bei welchem die zugerundeteren Endopodite weniger Bedeutung haben, und *Tracheoniscus ratzeburgii* (Taf. VII, Fig. 11), wo sie eine größere Oberfläche besitzen und für das Leben dieser Tiere unentbehrlich sind, wurde schon oben besprochen. Kurz erwähnen möchte ich in diesem Zusammenhang die ausschließlich an Meeresküsten in der Gezeiten- und Brandungszone lebende Gattung *Armadilloniscus*, auf welche ich in einem andern Aufsatze genauer zurückkommen werde. Bei *Armadilloniscus*, einer Gattung, welche zwar zu den Pleurotracheata gehört, aber der Trachealsysteme noch völlig entbehrt[1], können sich die 3.—5. Kiemenendopodite an Stärke mit denen von *Ligidium* messen. Die großen viereckigen, am Hinterrande breit abgerundeten 5. Endopodite von *Armadilloniscus* reichen fast bis zum Hinterrand ihrer Exopodite. Auch die großen dreieckigen 4. Endopodite bleiben nur wenig hinter dem Hinterrande ihrer Exopodite zurück, während die dreieckigen 3. Endopodite etwas kürzer sind.

Man kann bei den Oniscoideen hinsichtlich des Verhaltens der 3.—5. Endopodite und Exopodite fünf phylogenetische Stufen unterscheiden.

a) Die Kiemenendopodite sind entweder groß und breit oder in Zipfel zerspalten, an die Exopodite aber nicht auffallend angepaßt; sie bilden die hauptsächlichsten Atmungsorgane: Atracheata.

b) Die Kiemenendopodite sind groß und breit, aber an die Exopodite angepaßt, so daß Kiemengruben und Außenlappen unterscheidbar sind. Den 1. und 2. Exopoditen kommen keine besonderen Auszeichnungen zu: *Armadilloniscus*.

c) Die Kiemenendopodite sind mäßig groß und an die Exopodite angepaßt. Trachealsysteme sind nicht vorhanden, aber die 1. und 2. Exopodite durch starken Blutstrom und lufthaltige Furchen ausgezeichnet: Oniscidae.

---

[1] Budde-Lunds Angabe auf S. 236 seiner *Isopoda terrestria* 1885: »Ramus exterior opercularis pedum caudalium primi et secundi parium tracheis instructus«, beruht auf einem Irrtum, d. h. es ist bei diesen Tieren, welche nach ihrer Lebensweise und großen hinteren Kiemen auch gar keine Trachealsysteme erwarten lassen, weder von diesen noch von Trachealfeldern irgendeine Spur zu sehen.

d) Die mäßig großen Endopodite sind an die Exopodite angepaßt. Die 1. und 2. oder auch alle Exopodite führen Trachealsysteme: die Mehrzahl der Pleurotracheata.

e) Die gedrungenen Endopodite sind nicht mehr an die Exopodite angepaßt, die 5. Exopodite versenkt. Die Trachealsysteme in den 1.—5. Exopoditen sind stark entwickelt: *Armadillo*.

f. Weshalb münden die Trachealsysteme in den Seiten der Expodite?

Bei der großen Mehrzahl der Pleurotracheata, welche danach auch diese Bezeichnung erhielten, münden die Trachealsysteme so durchgehends in allen damit versehenen Gattungen und an allen Exopoditen in den äußersten Seitengebieten derselben, daß die Frage naheliegt, welche Umstände diese Erscheinungen hervorgerufen haben.

Die Antwort ergibt sich zwar eigentlich schon aus meinen Mitteilungen über das Wasserleitungssystem, soll aber trotzdem hier nicht umgangen werden. Im vorigen wurde auseinandersetzt, daß die Landasseln oft in die Lage kommen, Wasser aufzunehmen und mit demselben zeitweise eine Kiemenatmung zu führen. Würden nun keine besonderen Vorkehrungen getroffen, um zu verhindern, daß das Wasser an die Atemöffnungen der Trachealsysteme gelangt, dann könnte durch dasselbe leicht eine Verstopfung dieser eintreten. Das an den Pleopoden haftende Wasser muß sich aber, der Schwere folgend, besonders nach unten ziehen. Schon aus diesem Grunde müssen sich die Atemöffnungen möglichst oben befinden. Da nun die mittleren und inneren Teile der Exopodite länger sind als die äußeren und zugleich mehr nach unten vorragen, so waren die äußeren Teile für die Atemöffnungen die günstigsten. Hier sind aber durch die Muldenfalten und Trachealfeldleisten weitere Hemmnisse ausgebildet worden, welche verhindern sollen, daß das Wasser an die Trachealfelder oder Mündungstaschen gelangt. Von besonderen, einem Anhaften der Luft günstigen Strukturen in diesen Bezirken war im vorigen schon ausführlich die Rede.

Werfen wir nun einen vergleichenden Blick auf die Gattungen der Hypotracheata, also *Tylos* und *Syspastus*, und fragen wir uns, weshalb bei diesen die Atemöffnungen mitten in der Unterlamelle der Exopodite liegen durften, so ist folgendes festzustellen: *Tylos* lebt zwar an nassen Plätzen der Meeresküsten, schützt sich aber gegen eine Verstopfung seiner Atemmündungen einmal durch sein, eine Mitnahme von Luft erleichterndes Kugelvermögen, und dann durch die große Zahl der Atemöffnungen, die außerdem durch ungemein schmale, feine Spalten gebildet werden. *Syspastus* mit seinen sehr viel größeren und mehr rundlichen Atemöffnungen lebt in ziemlich trockenen Machien und kann sich durch Einrollen gegen Regen genügend schützen. Beide Gattungen sind aber für Wasserleitung nicht befähigt, und es ist sehr bezeichnend, daß man überhaupt keinen wasserleitenden Vertreter der Hypotracheata kennt.

9. Die Superfamilien der Isopoda-Oniscoidea.

Die Oniscoidea fasse ich als eine der Unterordnungen der Isopoden auf und teile dieselbe in die drei folgenden Superfamilien, deren Natürlichkeit durch die Untersuchungen über die Atmung eine wichtige neue Stütze erhalten hat.

A. Die Trachealsysteme münden frei mitten in der Unterlamelle der Exopodite. Die Uropoden bilden eine ganz an die Bauchfläche gerückte, von obenher nicht sichtbare, flügeltürartige Afterklappe. Telson sehr breit. Die 2.—7. Truncusepimeren durch tiefe Furchen abgesetzt. Tiere mit Kugelvermögen.

I. Superfam. *Hypotracheata* m.
(Hierhin die Familien Tylidae und Syspastidae.) — (Stenoniscidae.)

B. Die Uropoden bilden niemals eine flügeltürartige ventrale Afterklappe, sondern ragen frei neben dem Telson vor. Die Trachealsysteme fehlen entweder oder münden in den Seiten der Exopodite: *C*, *D*.

C. Mandibeln in der Hinterhälfte mit einem nach innen herausragenden breiten Kaufortsatz. Die Uropodenendopodite bleiben voneinander entfernt, so daß sie zur Wasserleitung ungeeignet sind. Die 3.—5. Endopodite sind an die Exopodite nicht besonders angepaßt. Die Exopodite enthalten niemals Trachealsysteme. Der Körper besitzt niemals Kugelvermögen.

II. Superfam. *Atracheata* m. (Amphibische Isopoden).
(Hierhin die Familien Ligiidae und Trichoniscidae.)

D. Mandibeln in der Hinterhälfte statt eines Kaufortsatzes mit einem pinseltragenden Zapfen. Die Uropodenendopodite sind stets einander stark genähert, meistens innen abgeplattet bis rinnenartig ausgehöhlt und bilden eine capillare Bahn zur Wasserleitung, die nur bei wenigen Gattungen sekundär verloren ging. Die 3.—5. Endopodite sind an ihre Exopodite so angepaßt, daß letztere durch Muldenfalten in Außenlappen und Kiemenmulden abgesetzt werden. Selten sind diese Anpassungen sekundär verloren gegangen. Trachealsysteme können fehlen, sind aber meistens in zwei oder fünf Paaren vorhanden und münden dann stets in den Seitenteilen der Exopodite, niemals aber frei in der Mitte der Unterlamelle.

III. Superfam. *Pleurotracheata* m.

(Hierhin die Familien Oniscidae[1], Porcellionidae, Armadillidiidae, Armadillidae, Eubelidae.) — (Stenoniscidae[2].)

10. Wie entstanden die Landasseln?

Die Kenntnisse von der Atmung und den Atmungsorganen der Oniscoideen liefern die Grundlage für die Beurteilung der Frage, wie sich aus Meeresisopoden allmählich Landasseln entwickeln konnten. Den zweiten Hauptfaktor der Beurteilung bilden die biologisch-geographischen Verhältnisse, über welche ich mich auf einer Reihe namentlich mittelmeerländischer Reisen orientiert habe.

An den europäischen und besonders mittelmeerländischen Küsten leben in den Strandgebieten, d. h. in der von Landpflanzen freien Küstenzone, soweit sie dem Einfluß der Gezeiten oder der durch Wogenschlag erzeugten Befeuchtung ausgesetzt ist, die Vertreter der Gattungen *Tylos*, *Ligia*, *Stenophiloscia*, *Halophiloscia*, *Armadilloniscus*, *Stenoniscus*, *Parastenoniscus* und auch noch einzelne Arten aus andern Gattungen. Während aber einige Oniscoideen, wie z. B. *Armadillo officinalis* nur ausnahmsweise in den Strandgebieten angetroffen werden, leben die ebengenannten Gattungen dort ganz ausschließlich, und zwar sind alle oder doch mindestens die Mehrzahl derselben als halopetrophil zu bezeichnen, d. h. sie treten nur an solchen Küsten auf, welche ausgesprochen felsiger Natur sind oder wenigstens ein gröberes Geröll führen. Vom Menschen angelegte Steindämme oder Brücken, an welchen sich namentlich Ligien gerne tummeln, sind als künstliche Felsküsten zu betrachten. An felsenlosen Küsten dagegen, also an reinen Sandgestaden, wird man diese

---

[1] Zu den *Oniscidae* gehören auch *Philoscia* und Verwandte. Es ist durchaus falsch, wenn Dahl in den Isopoden Deutschlands, Jena 1916 S. 13 und 32 die Gattung *Philoscia* zu den Ligiiden stellt und das sogar noch als besonders wichtig betont. *Philoscia* zeigt gar keine nähere Beziehung zu den Ligiiden! — Desto inniger ist dagegen die Verwandtschaft von *Philoscia* und *Oniscus*, auch hat sich durch *Oroniscus* Verh. ein weiteres Bindeglied ergeben.

[2] Die eigentümliche Stellung der *Stenoniscidae* besprach ich bereits in meinem 12. Isop.-Aufsatz, Archiv für Nat. Berlin 1908, S. 170.

Isopoden gewöhnlich vergebens suchen, höchstens mal ein verschlagenes Individuum an Stellen, wo sich Tange oder Seegras angesammelt haben. Da die genannten Gattungen sowohl außerhalb des Meereswassers als auch in demselben und zwar namentlich unter vom Wasser bespülten Steinen angetroffen werden, so zeigen sie eine ausgesprochen amphibische Natur. Am bekanntesten ist das von unsern Ligien, die sich nirgends schöner beobachten lassen als an felsigen, aber nicht zu hohen und daher Aquarien der verschiedensten Größe enthaltenden Küsten, wie wir sie z. B. bei Pola antreffen. Bald rennen sie über trockene Felsen, bald über den Grund eines Felsenaquariums.

Von *Parastenoniscus adriaticus* Verh. schrieb ich auf S. 170 im Archiv f. Nat., Berlin 1908, 74. Jg., Bd. I. Heft 2, daß er »bei Bukkari an der kroatischen Küste unter feuchten Steinen lebt, von denen einige sich noch im Bereich des Wogenschlages befanden, andre ein wenig außerhalb desselben«. Die offene Küste wird von den Halopetrophilen übrigens auch dann möglichst vermieden, wenn sie felsig ist, da eine zu starke Brandung, welche das Geröll umherwirft, auch den in demselben Schutz suchenden Asseln verderblich wird. Sie bevorzugen vielmehr eingeschnittene Buchten und Nebenbuchten, in welchen der Anprall der Wogen nur gedämpft zur Geltung kommt.

Armadilloniscus wurden von mir einerseits bei Bukkari in Gesellschaft des ebengenannten *Parastenoniscus* beobachtet, anderseits an der Riviera, z. B. auf der Halbinsel St. Jean, unter naß gelegenen Steinen, nicht weit vom Meereswasser und neben *Zostera*-Lagern.

Es ist ganz besonders bemerkenswert, daß wir unter den Halopetrophilen Vertreter aller drei Hauptgruppen der Oniscoidea vorfinden, nämlich

a) für die Hypotracheata: *Tylos* (Stenoniscidae),
b) für die Atracheata: *Ligia*,
c) für die Pleurotracheata: die Halophilosciinen und *Armadilloniscus*.

Diese Tatsachen machen es höchst wahrscheinlich, daß sich jede der drei Hauptgruppen der Oniscoidea unabhängig von den andern vom Meere losgelöst hat. Ob wir in den Stenoniscidae es mit Formen zu tun haben, von welchen die Hypotracheata abzuleiten sind, kann hier vorläufig nur als Möglichkeit angedeutet werden. Unter den Trichonisciden ist bisher eine halopetrophile Gattung nicht bekannt geworden, doch scheinen einige Arten, wie z. B. der, Februar 1901 in Nr. 636 des Zool. Anzeigers von mir beschriebene *Trichoniscus omblae* (S. 76), den ich in Gesellschaft des *Armadilloniscus dalmatinus* am Ufer der brakischen dalmatinischen Ombla entdeckte, rein halopetrophil zu sein.

Wenn auch die Halopetrophilen sich mehr oder weniger auf dem Lande bewegen und wie *Ligia* und *Halophiloscia* selbst im Sonnenschein zeitweise umhertummeln, so können wir sie doch noch nicht als Landasseln bezeichnen, denn sie sind von der feuchten salzigen Seeluft noch so abhängig, daß sie sich nicht in von Landpflanzen besiedelte Gebiete hineinwagen. Sie stellen aber die entschiedensten Übergangsformen dar vom Meeresleben zum Landleben.

Daß nun aber solche amphibischen Halopetrophilen schließlich wiederholt zu überwiegendem Landleben übergegangen sind, beweisen uns diejenigen Formen, welche zwar wie einige *Chaetophiloscia*-Arten nicht am Strande selbst leben, aber in dessen Nähe, so daß sie also sich an ein Leben zwischen Landpflanzen gewöhnt haben, die unmittelbar vom Meere wehende Luft aber noch bevorzugen.

Die der Untergattung *Nasigerio* angehörenden *Porcellio*-Arten, also *rhinozeros* B. L. *moebiusii* und *gerstäckeri* Verh. sind für die den Strandzonen nächstbenachbarten Gebiete mit oder ohne Landpflanzen so charakteristisch, daß ich sie als besondere ökologische Gruppe der Parhalopetrophilen zusammenfasse. Sie dringen niemals tiefer ins Binnenland, unterscheiden sich aber von den Halopetrophilen dadurch, daß sie mit dem Meerwasser nicht in unmittelbare Berührung kommen.

Eine Lücke im Übergang vom Meeres- zum Landleben besteht nur insofern, als wir bisher keine den halopetrophilen Gattungen angehörige, aber landlebende Art kennen gelernt haben.

Wenn sich Angehörige von entschiedenen Landasselgattungen mit Trachealbezirken an den Strandgebieten vorfinden, dann kann von einer Rückwanderung zum Meere gesprochen werden.

Unter den sieben obengenannten Gattungen halopetrophiler Oniscoideen besitzt allein die Gattung *Tylos* Trachealsysteme. Es ist dies in der Tat sehr auffallend, da alle andern Strandgattungen der Trachealsysteme vollkommen entbehren und ihrer Lebensweise gemäß auch durchaus mit den Kiemenendopoditen für ihre Atmung genügend ausgerüstet sind. Wenn wir nun auch keine landbewohnende *Tylos*-Art kennen, so ist doch der Verdacht begründet, daß *Tylos* eine Rükwanderergattung darstellt, d. h. von Formen abstammt, die bereits Landformen geworden waren. Diese Auffassung gewinnt noch bedeutend an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß die *Tylos* unter den Halopetrophilen die einzigen sind, welche Kugelvermögen besitzen. Man kann sich sehr gut Verhältnisse vorstellen, welche, wie namentlich sinkende Inselgruppen, die Veranlassung zur Rückwanderung von Landasseln ans Meer gegeben haben.

Aus den amphibischen Halopetrophilen sind also einmal amphibische Land-Süßwasserasseln entstanden, insbesondere können die Ligidien von *Ligia*-artigen Formen abgeleitet werden. Ich erinnere außerdem an die von *Ligia* abzuleitende, in Gebirgen von Venezuela und Hawaii nachgewiesene Gattung *Geoligia* Dollfus.

Der wichtigste Weg aber, auf welchem die zahlreichen Landasseln entstanden sind, wurde auf Grund des Wasserleitungssystems eingeschlagen. Die halopetrophilen Gattungen *Stenophiloscia*, *Halophiloscia*, *Armadilloniscus* und offenbar noch einige andre weniger bekannte, beweisen uns, daß die Wasserleitung bereits im Gebiet der Strandzonen entstanden ist. Mit diesem nächst den Kiemenendopoditen besten Rüstzeug für eine Eroberung des Landes hatten die Pleurotracheaten vor den Atracheaten einen gewaltigen Vorsprung, und so haben in trockeneren Gebieten auch nur die ersteren Fuß fassen können, wie ja auch ihre viel größere Zahl an Gattungen und Arten ihre bessere Eignung für das Landleben bezeugt.

Die zahlreichen Onisciden bezeugen uns, daß eine Ausbreitung auf dem Lande auch ohne Trachealsysteme möglich geworden ist. Aber die Onisciden vermitteln doch insofern zu den amphibischen Land-Süßwasserasseln, als sie trockneren Gebieten ebenfalls nicht gewachsen sind, so daß sie namentlich das freie Gelände nur unter besonders günstigen Umständen besiedeln können. Eine nahezu schrankenlose Eroberung der Länder, und zwar auch der waldlosen Gebiete, gelang erst den mit Trachealsystemen ausgerüsteten Gattungen. Als diese neuen Organe eine gewisse Vollkommenheit erreicht hatten und auch der Hautskelettpanzer durch seine Dicke den erforderlichen Schutz gegen Austrocknung gewährte, konnten schließlich Formen wie *Armadillo* sogar die Wasserleitung wieder preisgeben.

Wenn man *Porcellio*, *Armadillidium* u. a. mit Rücksicht auf die Wasserleitung noch als verkappte amphibische Asseln bezeichnen könnte, so sind die *Armadillos* Landasseln in höchster Vollendung.

Hinsichtlich des Verhältnisses der Oniscoideen zu den höheren Gebirgen verweise ich auf meinen 18. Isopodenaufsatz im Zool. Anz. 1917: Germania zoogeographica, die Verbreitung der *Isopoda terrestria* im Vergleich mit derjenigen der Diplopoden. —

11. Zusammenfassung.

1. Von den auf eine von Wasser umgebene Steininsel gesetzten Isopoden erwiesen sich *Armadillidium, Armadillo* und *Cylisticus* als entschiedene Landtiere, *Ligidium* dagegen als amphibisch.

2. Das Fächeln der Pleopoden im Wasser ist nicht eine allen Landasseln gemeinsame Fähigkeit, sondern es herrschen in dieser Hinsicht nach den Gattungen sehr erhebliche Unterschiede, sowohl nach der Stärke als auch nach der Dauer dieser Bewegungen. Im allgemeinen kann man sagen, daß, je vollkommener die Trachealsysteme ausgebildet sind, um so mehr die Fähigkeit des Pleopodenfächelns abnimmt, bis sie schließlich, wie bei *Armadillo*, vollständig verlorengegangen ist.

3. Die cuticularen Strukturverhältnisse bedingen, daß in Wasser getauchten Oniscoideen mehr oder weniger Luftbläschen anhaften und zwar im allgemeinen keine oder weniger Luftbläschen den amphibischen Formen, während die echten Landasseln stets ein größeres Quantum Luft mit sich ziehen.

4. Die Pleopoden vollführen in der Luft gewöhnlich keine Fächelbewegungen. Dieselben können jedoch, abgesehen von den Gattungen, welche überhaupt nicht fächeln, jederzeit dadurch hervorgerufen werden, daß der Körper der Tiere auf irgendeine Weise (Regen, Tautropfen u. dgl.) mit Wassertropfen benetzt wird. Ist der Luftgehalt dieser Tropfen verbraucht, dann werden sie vermittels der Uropodenendopodite wieder abgegeben.

5. Der Saft der Pleopodendrüsen dient nur zur Einölung der Pleopoden und ist damit ein Schutzmittel gegen Austrocknung.

6. Die Endopodite dienen bei Vorhandensein der nötigen Wassermenge als Kiemen. Mangelt es an Feuchtigkeit, dann atmen sie als Blutsäcke mit zarter Wandung die Luft unmittelbar. Keine Landassel hat die Kiemenendopodite aufgegeben, vielmehr sind sie, auch noch bei Formen, welche wie *Armadillo* kein Wasser mehr zwischen die Pleopoden gelangen lassen, stets gut ausgebildet.

7. Bei *Armadillidium* und *Syspastus* wird durch Atemmuskeln zwischen den beiden Lamellen der Exopodite der Blutlauf beschleunigt und die Erneuerung der Luft in den Trachealsystemen erleichtert.

8. Zwischen den Endo- und Exopoditen befindet sich gewöhnlich eine dünne Flüssigkeitsschicht, sei es Drüsensaft oder Wasser oder beides, welche jedoch die Außenlappen nicht erreicht. In diese Zwischenräume wird bei den geringsten Bewegungen des Pleon, namentlich bei den beweglicheren Formen ohne Trachealsysteme, Luft eingelassen,

welche einerseits die Endopodite vorübergehend berührt, anderseits von der Flüssigkeit absorbiert wird.

9. Bei den meisten echten Landasseln können die beiden Uropodenendopodite durch Zusammenlegen ein als Capillarrohr wirkendes und vom Boden Wasser aufsaugendes Organ bilden. Dieses Wasser kann bei Bedarf zum Enddarm oder den Pleopoden oder zu beiden geleitet werden.

10. Hinsichtlich der Lebensfähigkeit der Landisopoden in Wasser zeigen sich die größten Gegensätze, so daß einerseits amphibische Asseln, welche eine Woche oder noch viel länger im Wasser aushalten, und anderseits echte Landasseln, die höchstens drei Tage im Wasser am Leben bleiben, zu unterscheiden sind. Alle Arten aber, auch die entschiedensten Landformen, können stundenlang im Wasser aushalten, ohne zu sterben.

11. Durch zahlreiche Amputationen von Exopoditen wurde bewiesen, daß erhebliche und selbst wiederholte Blutung nicht den Tod der Tiere zur Folge haben braucht, falls nur gewisse Vorsichtsmaßregeln getroffen werden. Die Entfernung aller Exopodite überstehen *Oniscus* und *Tracheoniscus* ohne Schaden, während *Porcellio scaber* und *Armadillidium* durch Abnahme der beiden vorderen Exopoditpaare getötet werden. Die stärkere Blutung, welche bei den letzteren eintritt, ist nicht der Grund ihres Absterbens, sondern dieselbe ist nur das physiologische Anzeichen der größeren Bedeutung dieser 1. und 2. Exopodite. Es geht nämlich ein mit breiterer Anwachsung verbundener stärkerer Blutstrom an die für die Atmung viel bedeutungsvoller gewordenen Trachealsysteme. Die bei den Amputationen weniger blutenden 3.—5. Exopodite können auch von *Porcellio scaber* und Armadillidien ohne Schaden entbehrt werden.

12. Die meisten echten Landasseln besitzen ein capillares Wasserleitungssystem, welches durch die intersegmentalen Spalten, durch interbasale Längsfelder und Blättchenreihen, die Spaltenräume zwischen den Pleopoden und die Uropodenpro- und -endopodite gebildet wird. Die auf den Rücken gelangenden Wassertropfen werden durch capillare Aufsaugung jener Gebilde zu den Pleopoden geleitet, von diesen werden sie weiter getrieben an die Uropoden und teils von ihnen abgegeben, teils vom Enddarm als eine Reserve aufgenommen. Durch gefärbte Flüssigkeiten kann die capillare Wasserleitung direkt veranschaulicht werden. Auch umgekehrt saugen die interbasalen Längsfelder Flüssigkeit auf, wenn sie zuerst in die Pleopoden gelangt ist. Diese durch Adhäsion in den Längsfeldern und Blättchenreihen sich

ausbreitende Wassermenge wird in denselben mit Luft bereichert und dadurch für die Kiemenatmung wertvoller.

13. Bei allen Pleurotracheaten mit Wasserleitungssystem sind die 3.—5. Exo- und Endopodite so aneinander angepaßt, daß die ersteren durch Muldenfalten oben (innen) in Kiemenmulden und Außenlappen abgesetzt werden.

14. Bei zahlreichen Pleurotracheaten mit Wasserleitungssystem werden an den 5. Exopoditen oben (innen) hinter den Kiemenmulden durch Strahlenhaare Reusen zur Filtrierung des Wassers gebildet. Die Stärke der Ausbildung dieser Reusen ist ein Maßstab für das größere oder geringere Bedürfnis der Wasseraufnahme der einzelnen Arten.

15. *Oniscus murarius* besitzt keine Trachealsysteme, aber an den Außenlappen sämtlicher Exopodite treten oben (innen) radiäre Furchen auf, welche die Luft mit dem Blutstrom in ausgiebigere Berührung bringen und als eine Vorstufe zu Luftkanälen betrachtet werden können.

16. An denjenigen Exopoditen der Pleurotracheaten, welche Trachealsysteme enthalten, ist oben (innen) an den Außenlappen ein Trachealfeld besonders ausgezeichnet und innen durch eine Trachealfeldleiste abgesetzt. Bei manchen Formen (*Armadillo*) findet sich statt des Trachealfeldes eine furchenartige Tasche. Die Trachealsysteme der Pleurotracheaten münden stets im Bereich dieser Trachealfelder oder Taschen.

17. Alle *Porcellio*-Arten mit fünf Paar Trachealsystemen sind als *Tracheoniscus* von den Arten mit zwei Paar Trachealsystemen als *Porcellio* s. str. generisch zu trennen, weil diesem Unterschied in der Zahl der Trachealsysteme ein solcher im Bau der Exopodite parallel geht.

18. Während die Trachealsysteme von *Porcellio* s. str. mit einfacher, aber großer Mündung sich unter den Trachealfeldleisten öffnen, stehen diejenigen von *Tracheoniscus balticus, rathkei* und Verwandten durch eine Reihe von Microstomata, deren Zahl nach den Exopoditen wechselt und welche sich hart am Außenrande öffnen, mit der Außenluft in Verbindung.

19. *Tracheoniscus balticus* besitzt im Vergleich mit *Porcellio scaber* weniger leistungsfähige Trachealsysteme, aber die Kiemenendopodite des *balticus* sind umgekehrt durch größere Oberflächen bedeutsamer als diejenigen des *scaber*.

20. Hinsichtlich der Stärke der Reusen der 5. Exopodite nimmt *Tracheoniscus balticus* eine Mittelstellung ein zwischen *Oniscus* und

Tr. ratzeburgii einerseits und *Porcellio scaber* anderseits. Fast erloschen sind die Reusen des xerothermischen *Porcellio pruinosus*.

21. Im Zusammenhang mit dem Aufgeben des Wasserleitungssystems bei *Armadillo* haben die Pleopoden bedeutende Umbildungen erfahren, die sich zunächst in der Versenkung der 5. Exopodite zu erkennen geben, dann aber auch in der ganzen Gestalt der Pleopoden und besonders der 3.—5. Exopodite. Zum Schutz gegen Fäces sind dreieckige Hinterabschnitte der 5. Exopodite herabgekrümmt, während Reusen vollständig fehlen. Namentlich aber sind die Anpassungen der Exopodite an die Endopodite verloren gegangen, also Muldenfalten und mit ihnen die Absetzung in Kiemenmulden und Außenlappen. Die Trachealsysteme von *Armadillo* sind an allen Exopoditen so stark entwickelt, daß die Außenhälfte derselben beträchtlich aufgebläht erscheint. Sie münden einheitlich in queren seitlichen Taschen.

22. Die physiologische Bedeutung der 3.—5. Endopodite für die Atmung kommt auch durch deren Lage und Gestalt zum Ausdruck, denn je mehr sie als Kiemen Verwendung finden, desto mehr ist ihre Oberfläche vergrößert durch Zerteilung oder Aushöhlung oder Verlängerung, während umgekehrt bei Formen, welche sich der Kiemenatmung wenig oder gar nicht mehr bedienen, kurze und mehr oder weniger abgerundete Endopodite zu finden sind.

23. Die bei den Pleurotracheata konsequent durchgeführte seitliche Lage der Mündungen der Trachealsysteme erklärt sich als eine Anpassung an die Wasserleitung insofern, als diese Öffnungen bei ihrer Lage an den Außenlappen am wenigsten in Gefahr kommen, durch Wasser verstopft zu werden.

24. Die echten Landasseln und die amphibischen Landasseln sind von amphibischen Halopetrophilen abzuleiten, und zwar sind unter diesen die drei großen Hauptgruppen der Oniscoidea sämtlich vertreten, so daß innerhalb jeder derselben, unabhängig von den andern, eine Entstehung von Landasseln erfolgt ist.

25. Nach der Enthüllung des Wasserleitungssystemes der Pleurotracheaten erscheinen die in den Vorbemerkungen erwähnten ungewöhnlichen Tätigkeiten des Enddarmes, insbesondere die zuerst von Bepler beobachteten Kontraktionen desselben, in einem ganz neuen Lichte, d. h. der Enddarm stellt sich in diesem Zusammenhange nicht mehr als ein Atmungsorgan dar, oder doch höchstens in ganz sekundärem Sinne, sondern als eine bei der Wasseraufnahme und Wasserabgabe tätige, also die Wasserleitung regulierende Pumpe.

Pasing bei München, im Januar 1917.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3. *Oniscus murarius* aut.

Fig. 1. Das 5.—7. Truncussternit und seine, die Basalgelenke des 5.—7. Beinpaares umfassenden Seitenteile, von unten her gesehen, nur vom 5. Beinpaar ist ein Wurzelstück (*bz*) übriggeblieben; *bg*, Beingelenke; *ibr*, die interbasalen Längsrinnen; × 10.

Fig. 2. Die interbasale Längsrinne des rechten Seitenteiles des 7. Truncussternit, von unten her betrachtet, *ibr* die eigentliche Längsrinne; *is* die inneren Stäbchenreihen; *as*, der Zug der äußeren Stäbchenflur; *v*, Vorder-, *h*, Hinterrand des Sternit; × 56.

Fig. 3. Ein Stück aus den inneren Stäbchenreihen; × 220. *a*, die zungenförmigen Hauptstäbchen; *b* und *c*, die Stäbchen der kleineren, inneren Nebenreihen; *ibr*, Bogenriefen in der Längsrinne; *as*, eine Gruppe von Zäpfchen aus der äußeren Stäbchenflur.

Fig. 4—6. *Ligidium hypnorum* B. L. ♀.

Fig. 4. Der rechte 4. Pleopod, von unten her dargestellt; × 80. *en*, Endopodit; *ex*, Exopodit; *prp*, Propodit; *pr*, innerer Fortsatz desselben.

Fig. 5. Der linke 5. Pleopod, von unten her gesehen; × 80, ebenso.

Fig. 6. Ein Stück vom Außenrandgebiet des Exopodit (*ex*) des vorigen, nebst angrenzendem Endopoditsaum (*en*), ersteres mit Strahlenhaaren; × 340.

Fig. 7 und 8. *Armadillo officinalis* aut. ♀.

Fig. 7. Der rechte 5. Pleopod, von unten her betrachtet; × 80. *prp*, Propodit; *ex*, Exopodit; *tr*, Trachealbezirk desselben; *en*, Endopodit.

Fig. 8. Einige Trachealverzweigungen aus dem Trachealbezirk der 5. Pleopoden; × 340. Dazwischen Blutkörperchen.

Fig. 9. *Oniscus murarius* aut. Rechtes Exopodit der 5. Pleopoden, von oben gesehen; × 80. *ca*, Kiemenmulde; *mf*, Muldenfalte; *aw*, Anwachsungsstelle ans Propodit. *a*, Außenlappen; *rs*, Reuse; *r*, Innenrandrinne.

Fig. 10—13. *Tracheoniscus ratzeburgii* B. L.

Fig. 10. Außenlappen des rechten 2. Exopodit, ♀ von oben gesehen. *tfl*, Trachealfeldleiste; *tf*, Trachealfeld; *k*, Luftkanäle; × 125.

Fig. 11. Rechter 4. Pleopod, ♀ von oben her dargestellt. *prp*, Propodit; *en*, Endopodit; *fo*, Grube in demselben; *ex*, Exopodit; *ca*, Kiemenmulde; *w*, Kiemenwulst; *mf*, Muldenfalte; *lk*, Luftkanäle; *tfl*, Trachealfeldleiste; × 80.

Fig. 12. Einige Gruppen von Strahlenhaaren aus der Reuse der 5. Exopodite; × 340.

Fig. 13. Querverbindungen (*vb*) einiger Luftkanäle (*lk*) aus dem 2. Exopodit, ♀. *b*, Blutkörperchen; *mg*, Seitenrand; × 340.

Fig. 14—16. *Porcellio scaber* B. L. ♀.

Fig. 14. Einige Gruppen von Strahlenhaaren aus der Reuse der 5. Expodite; × 340.

Fig. 15. Rechter 4. Pleopod, von oben, gesehen; × 80 (Erklärung wie bei Fig. 11).

Fig. 16. Rechtes 2. Exopodit, von oben gesehen; × 80. Daneben ein Stück (*tff*) aus der Haut des Trachealfeldes; × 340.

Fig. 17. *Tracheoniscus balticus* Verh. ♀. Linkes Exopodit der 1. Pleopoden frisch amputiert mit der Trachealmasse (*lk*) und den am Hinterrand sich öffnenden Mündungsröhrchen (*msto*). Zwei Luftbläschen (*l*) sind aus den Microstomata herausgepreßt. *tfl*, Trachealfeldleiste; × 80.

Fig. 18 und 19. *Porcellio scaber* B. L. ♂.

Fig. 18. Rechtes 1. Exopodit frisch amputiert, mit der Trachealmasse und einer aus dem Mündungsspalt (*e*) hervorgedrückten Luftblase (*l*). *tf*, unteres Trachealfeld; *tfl*, durchscheinende Trachealfeldleiste (des oberen Trachealfeldes); × 80.

Fig. 19. Ein Stück der Felderstruktur der Trachealfelder (*tf*) und ein Luftrohrende (*lk*) mit winzigen, übriggebliebenen Luftteilchen; × 340.

Fig. 20 und 21. *Tracheoniscus balticus* Verh.

Fig. 20. Stück vom Randgebiet des Außenlappens des in Fig. 17 dargestellten, frisch amputierten 1. Exopodit mit zwei größeren Mündungsröhrchen und Microstomata (*msto*). Einige Enden der nach hinten (außen) auslaufenden Luftrohre mit unregelmäßigen Verzweigungen (*lk*). Zwischen den Luftrohren und dem Seitenrand viele Blutkörperchen (*b*); × 340.

Fig. 21. Stück desselben Randgebietes mit zwei kleineren Mündungsröhrchen (*msto*), welche nach innen (*a*) sich zu Luftrohren erweitern; × 340.

Fig. 22. *Oniscus murarius* aut. ♂. Außenlappen des 1. Exopodit, von oben gesehen mit radiären Furchen (*rf*) und radiären Wülsten (*rw*); *mf*, Muldenfalte (Leiste des Außenlappens); × 125.

Fig. 23—25. *Armadillidium vulgare* aut. ♀.

Fig. 23. Rechter 1. Pleopod, von oben gesehen. *ex*, Exopodit; *en*, Endopodit, *prp*, Propodit; *tr*, Trachealsystem: *tf*, Trachealfeld; *tfl*, Trachealfeldleiste; *m*, Atemmuskeln; × 80.

Fig. 24. Rechtes 2. Exopodit, von oben gesehen, dieselbe Bezeichnung; × 80.

Fig. 25. Linker 3. Pleopod, von oben her dargestellt. *mf*, Muldenfalte; *a*, Außenlappen; *pr*, Fortsatz des Propodit (*prp*); × 56.

Die Pericardialdrüse von Anodonta cellensis (Schröt.).

Von

G. Jaffé.

(Aus dem zool. Institut, Marburg.)

Mit 28 Figuren im Text.

I. Einleitung und Literaturüberblick 448
II. Material und Methoden 454
III. Lage und Ausdehnung der Pericardialdrüse 455
IV. Die Verbindung der Drüse mit dem Pericard 457
V. Bau der Drüse 460
VI. Die Gänge im Innern der Drüse 461
VII. Die Drüsenschläuche 465
VIII. Die Secretion 469
IX. Der Abtransport der Excretionsprodukte 474
X. Zusammenfassung 477

I. Einleitung und Literaturüberblick.

Anschließend an eine Reihe von Untersuchungen über *Anodonta*, die im hiesigen Zoologischen Institut gemacht sind, wurde die nachfolgende Arbeit ausgeführt. Die Pericardialdrüse findet sich bei einer großen Zahl von Lamellibranchiaten und zwar an zwei verschiedenen Stellen. Einerseits tritt sie als Einstülpung des Pericards in den Mantel, anderseits als drüsiger Belag der Vorhofwand auf. Beidemal steht sie in enger Verbindung mit dem Herzbeutel. Ein Teil der Muscheln besitzt beide Formen der Pericardialdrüse, ein Teil nur die eine oder die andre. Zu letzteren gehört *Anodonta*, die eine wohlentwickelte Mantelpericardialdrüse besitzt. GROBBEN hat auch die Andeutungen einer Vorhofspericardialdrüse bei *Anodonta* beschrieben, jedoch handelt es sich nach GROBBENS eigner Ansicht hier um unbedeutende, nicht mehr funktionierende Rudimente einer solchen. Die Pericardialdrüse scheidet nach GROBBEN neben festen Stoffen in erster Linie Wasser aus. LETELLIER hat diese festen Stoffe als Hippursäure frei, wie auch als Natriumsalz dieser Säure bestimmt. Es war mein Ziel, den Bau sowie die Funktion der Pericardialdrüse von *Anodonta* zu erforschen. Da aber während der Untersuchung immer neue Gesichtspunkte auftauchten, so übergebe ich hiermit den ersten Teil meiner Untersuchung, die Morphologie sowie die Histologie dieses Organs, der Öffentlichkeit. Die Entwicklung sowie die Nachprüfung einer Reihe von Injektionsversuchen der Pericardialdrüse hoffe ich bald veröffentlichen zu können. An dieser Stelle möchte ich Herrn Geheimrat Korschelt, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke, für sein Interesse, das er der Arbeit stets entgegenbrachte, sowie für die vielen Ratschläge, die er mir erteilte, herzlichst danken. Auch bin ich den Herren Professor Dr. Tönniges und Privatdozent Dr. Harms für ihre Ratschläge sehr zu Dank verpflichtet.

I.

Als erster hat Keber die Pericardialdrüse von *Anodonta* ausführlich beschrieben. Ihm fiel bei seinen Untersuchungen, die er über *Anodonta* anstellte, die Pericardialdrüse infolge ihrer rotbraunen Farbe auf. Er fand auch die Öffnungen, mittels deren die Drüse mit dem Pericard kommuniziert, und beschrieb die nach ihm benannte Nebenhöhle des Pericard. Er injizierte auch die Pericardialdrüse, indem er sie anstach und Quecksilber injizierte oder sie mit Luft aufblies. Dadurch, daß er die Drüse anstach, erhielt er allerdings ein falsches Bild über die Ausdehnung der Drüse. Er selbst sagt, daß er sah, wie sich die Gefäße des Mantels füllten, was ja auch verständlich ist, wenn man bedenkt, daß die einzelnen Drüsenschläuche rings von Blutlakunen umgeben sind. Er selbst wurde durch diese Befunde getäuscht und glaubte infolgedessen an eine viel größere Ausdehnung der Drüse, als diese in Wirklichkeit besitzt. Er beschreibt, wie die Drüse sich nach vorn in mehrere stumpfe Fortsätze erstrecke und in ein langes, in der Richtung nach den Mundkiemen verlaufendes, gekrümmtes Horn ausläuft. Diese Angaben und auch seine Abbldungen stimmen, wie gesagt, mit der Wirklichkeit nicht überein, sondern sind durch die unrichtigen Methoden seiner Injektionen verursacht. Dagegen weist er richtig auf die große Verschiedenheit, sowohl in der Zahl als auch in der Form der Öffnungen hin. Über den Bau der Drüse sagt er nur, daß er maschig und sehr locker sei. Bei seinen mikroskopischen Untersuchungen fand er drei verschiedene Elemente. Rundliche, hellbraune Zellen mit Kern und Kernkörperchen, zweitens kleine farblose Zellen und drittens zahlreiche unregelmäßig gestaltete Körperchen mit Zacken und Schwänzchen, die er für Teile der Eingeweidenerven hielt. Aus dieser kurzen Beschreibung ist schwer zu ersehen, mit was für Elementen seine Zellen und Körperchen zu identifizieren sind, zumal die Zellen der Drüse keine Nucleolen aufweisen. Fraglich erscheint es mir, ob er mit den unregelmäßigen Körperchen die Konkremente der Drüse meint. Über die Funktion des Organs stellt er eine Hypothese auf, deren Sicherheit er aber selbst in Zweifel zieht. Er glaubt, annehmen zu dürfen, daß die Elemente, die zum Schalenaufbau dienen, in der Niere produziert würden und durch den Wimpertrichter der Niere ins Pericard und von dort durch die

Öffnungen des rotbraunen Organs und durch dieses zur Manteloberfläche geschafft würden.

Die Kommunikation der Niere durch das Pericard mit der Pericardialdrüse hat in der weiteren Literatur über dieses Organ eine große Rolle gespielt. Der nächste Autor, der sich mit der Pericardialdrüse beschäftigt hat, ist Rengarten. In seinen Angaben über Bau, Lage sowie Ausdehnung des rotbraunen Organs stimmt er mit Keber im ganzen überein. Jedoch hat er versucht, die Kenntnis über die Histologie der Drüsen zu vertiefen. Er beschreibt in der Drüse Bindegewebe, Muskeln und Zellen mit gelben Körnern, sowie kleine durchsichtige Körperchen, die nach seiner Ansicht aus kohlensaurem Kalk sich zusammensetzen. So viel ist sicher, daß er mit den Zellen mit den gelben Körnern, Drüsenzellen gemeint hat. Er glaubt nun abweichend von Keber, daß in der Drüse Kalk gebildet werde, ferner, daß sie wie das ganze Gefäßsystem der Atmung diene, und kommt schließlich auf jenen Irrtum, der von nun an immer wieder auftaucht, daß durch die Öffnungen der Pericardialdrüse durch die Ureteren aufgenommenes Wasser in die Gefäße dringe.

Langer glaubt in der Drüse kein bestimmtes Organ sehen zu sollen. Sie lasse sich in keiner Weise vom Mantel trennen. Es ist hervorzuheben, daß er, ohne die Öffnungen der Drüse näher zu beschreiben, eine vorzügliche Abbildung von ihnen gibt. Nach seiner Ansicht dient das rotbraune Organ zur Wasseraufnahme. Durch den Ureter wird Wasser aufgenommen, durch die Niere und den Nierentrichter gelangt dieses in den Herzbeutel und von hier aus durch die Öffnungen der Drüse in den Mantel und von dort ins Atrium. Er versucht diese Ansicht durch Injektionen zu erhärten, indem er vom Atrium aus, sowie von den Öffnungen aus und schließlich auch durch Einstich in den Mantel injiziert. Er fand bei Injektionen vom Atrium und gleichzeitig vom Herzbeutel aus, die er mit verschieden gefärbten Massen anstellte, daß sich die Massen begegneten. Seit der Kenntnis, die uns Grobben über die Pericardialdrüse gebracht hat, erscheint uns bei dem nahen Aneinanderliegen von Drüsenschläuchen und Lacunen dies ganz natürlich. Dagegen fand Langer bei Injektionen vom Atrium bzw. vom Herzbeutel aus, daß gelegentlich, aber nicht immer, die Masse durch den Mantel in den Herzbeutel bzw. ins Atrium dringt. Dies erklärt sich jedoch sehr einfach aus Zerreißungen des zarten Gewebes infolge der Injektion. Gerade, daß dies nur gelegentlich eintrat, macht uns dese Erklärung noch wahrscheinlicher.

Hessling geht in seiner Untersuchung über die Perlmuschel wenig auf die Pericardialdrüse ein. Er beschreibt die Lage des Organs und hebt die Verschiedenheiten, die sich *Unio* gegenüber bieten, hervor. Er sagt u. a., »Man habe den rotbraunen Teil des Mantels unnützer- und irrigerweise für ein besonderes Organ gehalten« und stellt sich damit auf Langers Seite, der ja auch die Pericardialdrüse nicht als ein gesondertes Organ gelten lassen wollte, da es unmöglich sei, es vom Mantel zu trennen.

Kollmann, der sich mit dem Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiaten beschäftigt hat, hält die Netze der Pericardialdrüse für einen Teil der venösen Bahnen. Er glaubt, daß ein Teil des zurückkehrenden Blutes sich aus dem Mantel und dem rotbraunen Organ durch die Öffnungen desselben ins Pericard ergieße. Ob eine Wasseraufnahme durch die Renalöffnung, Niere, Herzbeutel, rotbraunes Organ, Mantel und von dort ins Atrium gehend stattfindet, erscheint ihm fraglich.

In einer Reihe von Arbeiten hat dann GROBBEN den Bau und die Bedeutung der Pericardialdrüse sowie deren Verbreitung bei den Lamellibranchiaten klargestellt. Im Anschluß an GROBBENS Arbeit schreibt SCHIEMENZ gelegentlich einer Untersuchung, die er über die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten anstellte, über den Gedanken LANGERS und der folgenden Autoren, daß das rotbraune Organ die Wasseraufnahme ins Blut vermittle, folgendes: »Was nun das rotbraune Organ anbetrifft, so hatte bereits KEBER ausgesprochen, daß dasselbe nicht mit dem Zirkulationssystem kommuniziere, sondern mit geschlossenen Kanälen nach der Schalenseite des Mantels hin endige und dort seinen Inhalt durch die Diosmose zwischen Schale und Mantel ergießt. Allerdings hatte er sowohl wie viele später nach ihm öfters Injektionen erhalten, welche das Gegenteil zu zeigen schienen, allein er war mit Recht der Meinung, daß in diesen Fällen Rupturen vorliegen müßten . . . Aber hier kommt noch eine andre Erwägung in Betracht. GROBBEN hat gefunden, daß in der Tat in dem rotbraunen Organ ein System von Räumen vorliegt, welches durch die von KEBER entdeckten Öffnungen mit dem Pericard kommuniziert, und zwar ist es aus zahlreichen den Öffnungen zustrebenden Blindsäckchen zusammengesetzt, die von einem Epithel bekleidet werden, welches sich direkt in das Epithel des Pericards fortsetzt. Er faßt diese Gebilde als der Pericardialdrüse der Cephalopoden entsprechend auf und belegt es auch mit diesem Namen. Wenn also die Pericardialdrüse vom Herzbeutel in das blutführende Lacunen(Sinus)-System sich in Form eines Konglomerats von Blindsäckchen hinein erstreckt, so erstrecken sich in ähnlicher Form die Ausläufer der Lakunen in dasselbe hinein, ähnlich wie zwei gefaltete Hände. Es leuchtet also ein, daß man das rotbraune Organ sowohl vom Herzbeutel aus injizieren kann, in diesem Falle die Drüsenblindsäckchen, als auch von dem Blutgefäßsystem, in diesem Falle die Lacunenausläufer zwischen den Drüsensäckchen, und daß umgekehrt durch Einstich des rotbraunen Organs sich sowohl das Blutgefäßsystem als auch der Herzbeutel wird injizieren lassen, je nachdem man einen Lacunenausläufer oder ein Drüsensäckchen getroffen hat.«

Durch diese Arbeit ist endgültig die Hypothese von der Bedeutung des rotbraunen Organs als für die Wasseraufnahme wichtig widerlegt worden. Kurze Zeit später erschien dann GROBBENS ausführliche Arbeit über die Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten. Soweit sich die Arbeit auf die von mir untersuchte Form bezieht, konnte ich GROBBENS Resultate nur bestätigen. Eingehende Untersuchung, die mir möglich war, da ich mich ja nur mit einer Form zu beschäftigen hatte, während GROBBEN das Vorhandensein einer Pericardialdrüse bei einer großen Anzahl von Formen festzustellen sich zum Ziel gesetzt hatte, sowie neuere vervollkommnete Methoden haben es mir möglich gemacht, einzelnes zu vertiefen. Vor allem ist aber auf das Verdienst GROBBENS hinzuweisen, als erster auf die exkretorische Funktion der Pericardialdrüse hingewiesen zu haben. Ich verzichte hier auf eine nähere Besprechung von GROBBENS Arbeit, da ich im weiteren Laufe der Arbeit seine Resultate noch häufiger zum Vergleich mit den meinen heranziehen werde.

Als nächster hat A. KOWALEWSKY die Pericardialdrüse untersucht. Er hat von einer Untersuchung der Histologie und Morphologie abgesehen und hat sich auf eine chemische Untersuchung der Drüse beschränkt. Er stellte fest, daß nach einer Injektion einer Mischung einer 1%igen Lösung von karminsaurem Ammon und Indigokarmin die Niere das Indigokarmin, die Pericardialdrüse das karminsaure Ammon ausschied, die Niere sich blau, die Drüse sich rot färbte. Bei einer Injektion von blauem Lackmus färbte die Drüse sich rot; nach Behandlung mit Ammoniak, Kali- oder Natronlauge färbte die Drüse sich wieder blau. Ihre Reaktion war also sauer. Seine Versuche hat er mit *Pecten, Cardium, Venus* und *Tellina* angestellt. Bei *Unio* und *Anodonta*, die er ebenfalls in den Kreis seiner Untersuchung zog, fand er, daß die Reaktion den anderen Gattungen gegenüber sehr langsam vonstatten ging.

An Kowalewskys Versuche knüpfte Letellier an. Er führt aus, daß nach Kowalewskys Versuchen die Niere der Lamellibranchiaten gleich den Malpighischen Körpern der Vertebraten zu setzen sei und die Pericardialdrüse gleich den Tubuli contorti. Er begründet dies hauptsächlich mit der neutralen Reaktion der Niere und der saueren der Pericardialdrüse. Dann untersuchte er die Drüsen einer großen Anzahl von Tieren auf ihre chemische Zusammensetzung und fand in der Drüse Hippursäure frei und als Natriumsalz. Er selbst sagt: »L'organe de *Bojanus* élimine l'eau en excès, l'urée, divers corps azotés et les phosphates; accidentellement elle servit à l'élimination de l'acide urique ... les glandes extraient du sang l'acide qu'il renferme.« Als Untersuchungstiere dienten ihm Tiere der Gattungen *Pecten* und *Cardium*.

Cuénot hat dann eine größere Untersuchung über die Funktion der Pericardialdrüse gemacht. Er hat Injektionen mit karminsaurem Ammon angestellt und hat die Ablagerung des Karmin in der Pericardialdrüse sowie den weiteren Gang des Karmins im Körper der Muschel beobachtet. Seine bei einer Reihe verschiedener Formen angestellten Versuche interessieren uns nur soweit, als es sich um Formen mit im Mantel gelegener Pericardialdrüse handelt. Er fand bei *Unio* und *Anodonta* nach 2 Tagen in den Blutkörperchen noch gar kein Karmin, fand aber bereits Karmin in der Pericardialdrüse abgelagert. Seine Untersuchungen, die von Woche zu Woche bis zu 130 Tagen fortgeführt wurden, zeigten kein Verschwinden des Karmin in der Pericardialdrüse, jedoch tauchte allmählich in den Blutkörperchen das Karmin auf. Cuénot stellte nun die Frage, wie das Karmin dorthin gelange. Nach Grobben hat die Pericardialdrüse eine wasserabscheidende Funktion, und so ist es ganz erklärlich, daß das Karmin, das in den Körper injiziert ist, in die Pericardialdrüse gelangt. Die Amöbocyten sollen nun nach Cuénot die Wand der Drüsenschläuche durchwandern, und den Teil der mit Exkreten gefüllten Drüsenzellen, der sich abgelöst hat und in das Lumen der Drüsenschläuche gefallen ist, auffressen und so beladen wieder in die Blutlakunen zurückwandern. Die Amöbocyten würden durch positive Chemotaxis angezogen. Er betont ausdrücklich, daß die Öffnungen der Pericardialdrüse ins Pericard virtuell und ungebraucht seien, und daß alle abgestoßenen Produkte der Drüsen von Amöbocyten aufgenommen würden. Die Gänge, die zu den Öffnungen führen, seien dauernd verstopft. Er behandelt ferner die Frage, was nun mit den Produkten der Drüse geschieht. Ein Teil derselben dürfte nach seiner Ansicht von den Amöbocyten durch das Außenepithel des Körpers, vor allem der Kiemen und Mundlappen durchwandern und somit auch die Excretstoffe abgestoßen werden. Da jedoch kein Bildungsherd für Blutkörperchen vorhanden sei, und auch Teilungen derselben nicht häufig beobachtet sind, so nimmt er an, daß nur ein geringer Teil der Amöbocyten auswandere. Der größere Teil lädt nach seiner Ansicht seine Last im Bindegewebe, vor allem in der Nähe der Pericardialdrüse ab. Auf diese Weise sollen auch die von Grobben im Bindegewebe beobachteten Körnchenballen dorthin gelangen. Es ist jedenfalls schon von GROBBEN die Ähnlichkeit dieser Körnchenballen mit dem Inhalt der Drüsenzellen hervorgehoben worden. Ich werde am gegebenen Platze meine Resultate mit denen CUÉNOTS vergleichen, möchte aber schon jetzt hervorheben, daß eine Gefangenschaft von 130—140 Tagen, wie er sie den injizierten Tieren angedeihen ließ, keineswegs die Sicherheit seiner Resultate erhöht. Nach meinen Erfahrungen sowie den Erfahrungen der andern Herren, die sich in hiesigen Instituten in letzter Zeit mit dem Studium von *Anodonta* beschäftigt haben, genügt ein Aufenthalt von wenigen Tagen im Aquarium, um ein vollkommen verändertes mikroskopisches Bild des Gewebes zu zeitigen.

VON FUERTH erhebt in seiner chemischen Physiologie Bedenken gegen die Resultate LETELLIERS. Er zieht sowohl die Resultate seiner Reaktion auf Hippursäure in Frage und bezeichnet die Vergleiche mit der Wirbeltierniere als haltlos.

In neuerer Zeit hat H. BOLTZMANN eine eingehende Untersuchung über die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten gemacht. Sie untersuchte die Formen *Sphaerium*, *Cyprina*, *Astarte* und *Mya* auf das Vorhandensein einer Pericardialdrüse. Sie ging aus von dem Boden der GROBBENschen Arbeit, die mehr die Lamellibranchiaten auf das Vorhandensein und auf die Verschiedenheiten bezüglich dieses Organs untersucht hat, als daß sie eines dieser Organe von Grund aus beschreiben wollte. Sie gibt an, daß die Drüse der Abscheidung von Wasser diene und nebenher auch feste Stoffe abgeschieden würden. Die mit Concrementen erfüllten Zellen lösen sich los und fallen in das Lumen der Drüsenschläuche. Sie tritt damit also CUÉNOT entgegen, nach dem sich nur die Kuppe einer derartigen Zelle ablöst. Auch gibt sie an, daß diese Ballen durch die Gänge und Öffnungen der Drüse ins Pericard gelangen, wenn sie auch zugibt, daß vielleicht auch ein Teil der abgelösten Excretionsprodukte auf die von CUÉNOT angegebene Weise entfernt werden. Jedenfalls hat sie an den untersuchten Tieren stets in der Nähe der Öffnungen und Gänge, die nicht von Drüsenepithel, sondern von einem direkt in das Epithel des Pericard sich fortsetzenden Epithel ausgekleidet sind, gefunden. Sie, wie auch GROBBEN, hält den Blutdruck, der auf die Schläuche drückt, sowie den Wimperstrom des Nierentrichters für das treibende Agens, welches die Entfernung der abgeschiedenen Zellen aus den Schläuchen sowie deren Transport ins Pericard und von dort in die Niere bewirkt. Auch der Flüssigkeitsstrom, der von der Pericardialdrüse abgeschiedenen Flüssigkeit, der natürlich nach den Öffnungen hin drückt, soll als Vehikel eine Rolle spielen. Neu ist, daß sie das Vorhandensein von Muskelfasern anführt, die an der Wand der Drüsenschläuche sitzen, und deren Kontraktion auch eine Entleerung der Schläuche zur Folge haben soll. Noch einleuchtender wird ihre und GROBBENS Behauptung, daß die Produkte der Pericardialdrüse ins Pericard entleert und von dort in die Niere und die Nierenöffnung nach außen transportiert werden, durch ihre Angabe, daß sie mit der Pipette an den Öffnungen der Pericardialdrüse Concrementkörperchen aufsaugen konnte.

Die Annahme, daß vom Nierentrichter ein in die Niere gehender Wasserstrom ausgeht, ist in neuester Zeit durch FERNAUS Beobachtungen sicher erwiesen worden.

STROHL stellt sich in WINTERSTEINS Handbuch der Physiologie auf den Standpunkt, daß Hippursäure in der Pericardialdrüse wohl vorhanden sein könne, daß jedoch jene Vergleiche LETELLIERS mit der Wirbeltierniere unnütz und haltlos seien. Es sei auf das ausführliche Referat, das STROHL über die bisher bekannten Resultate bringt, hingewiesen. Ein näheres Eingehen darauf verbietet sich ja dadurch, daß uns hier in erster Linie die Morphologie und Histologie des Organs beschäftigt, während dort fast nur auf die Physiologie eingegangen wird.

II. Material und Methoden.

Die Pericardialdrüse wurde sowohl makroskopisch wie mikroskopisch untersucht. Auch wurden Injektionen angestellt, um die Ausdehnung der Drüse sowie ihren Bau einwandfrei feststellen zu können. Zur makroskopischen Untersuchung wurden im allgemeinen Tiere benutzt, die schon mehrere Tage im Aquarium gehalten waren. Es hatte dies ganz frischen Tieren gegenüber den Vorteil, daß die Tiere schon schwächer waren, und die Injektionsmasse leichter in die Drüse eindrang. Die Injektionen wurden vom Herzbeutel aus ausgeführt. Der Herzbeutel wurde gespalten und eine Injektionsspritze mit stumpfer Kanüle wurde bis dicht an die Öffnungen der Drüse ins Pericard geführt. Der Druck, mit dem die Flüssigkeit aus der Spritze herausgedrückt wurde, reichte aus, um die Drüse mit Injektionsmasse zu füllen. Um die Ausdehnung der Drüse festzustellen, injizierte ich mit verdünnter Tusche. Diese drang leicht ein und vermischte sich mit der in den Drüsenschläuchen vorhandenen Flüssigkeit, so daß der Drüsenkomplex sich schwarz vom übrigen Gewebe abhob. Um ganz sicher zu gehen, strich ich nach der ersten Injektion leicht mit dem Finger über die Drüsenpartie, wodurch ein Teil der injizierten Tusche wieder auslief, und injizierte ein zweites Mal; es zeigte sich, daß die bei der ersten Injektion gewonnenen Resultate sich nicht veränderten. Ich betone besonders, daß mir bei vorsichtiger Injektion ein Auslaufen der Tusche in den Mantel nie vorgekommen ist. Es ist jedoch wichtig, die Injektionsspritze stets in einigem Abstand von den Öffnungen der Drüse zu halten, da sonst leicht in dem zarten Gewebe Zerreißungen und dadurch Injektionen des Mantels, die zu falschen Resultaten führen, vorkommen können. Um die Verzweigung der Drüsenschläuche feststellen zu können, injizierte ich mit dem kalten Schubergschen Gemisch (Kampfer, Celloidin und Aceton) und mit heißem Paraffin. Letzteres ist entschieden vorzuziehen, da das erstere durch die Berührung mit dem Wasser leicht erstarrt und nicht weit eindringt. Um die Injektionen mit Paraffin vornehmen zu können, legte ich die aus der Schale genommene Muschel bei 35° C. in Wasser und injizierte mit schwerflüssigem Paraffin. Nach der Injektion wurde sofort kaltes Wasser vorsichtig zugegossen, wodurch das Paraffin erstarrte und ein Zurücklaufen der Injektionsmasse unmöglich wurde. Die auf diese Weise gewonnenen Resultate kommen für eine Bestimmung der Ausdehnung der Drüse natürlich nicht in Frage, da in den Zipfeln der Schläuche stets Wasser zurückblieb; dagegen zeigten sie deutlich die Verzweigung und Anordnung der Drüsenschläuche. Nach der Injektion wurden die injizierten Drüsen der Muschel sowie die umgebenden Partien vorsichtig ausgeschnitten und so lange in Kalilauge gelegt, bis das umgebende Gewebe abmazeriert war, und der Ausguß der Drüse allein übrigblieb. Zur mikroskopischen Untersuchung wurden ausschließlich frische Tiere gebraucht, die am Fangort direkt präpariert und konserviert wurden. Als Konservierungsmittel wurden das ZENKERsche sowie das FLEMMINGsche Gemisch angewandt. Beide gaben gute Resultate. Die in Paraffin eingebetteten Stücke wurden in Serien von 3—6 μ zerlegt und mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Safranin nach HARMS gefärbt. Als Plasmafärbung wurde Eosin und Säurofuchsin angewandt.

III. Lage und Ausdehnung der Pericardialdrüse.

Die Pericardialdrüse von *Anodonta* ist ein leicht sichtbares Organ. Präpariert man eine Muschel vorsichtig aus der Schale und betrachtet sie vom Rücken aus, so fällt der braun gefärbte Teil des Mantels beiderseits der Mantelnaht in der vorderen Hälfte des Tieres dem Beschauer sofort aus. Ein Teil dieses rotbraunen Mantelteils ist die Pericardialdrüse. GROBBEN wies schon darauf hin, daß frühere Beobachter, so auch KEBER, durch die weite Ausdehnung des Mantelteils getäuscht, dem Organ eine viel größere Lage, als sie es wirklich besitzt, zugesprochen haben. Aus GROBBENS Abbildung selbst ist nicht genau zu ersehen, eine wie große Ausdehnung er der Pericardialdrüse gibt. Jedoch gibt er im Text an, daß sie den vorderen Abschnitt des Pericards begrenze. An dieser Stelle erlange sie auch ihre größte Breite. Nach hinten und vorn verschmälere sie sich; nach hinten laufe sie eine kurze Strecke zu beiden Seiten des Pericardialraumes, nach vorn besitzt sie eine geringere Ausdehnung Die Musculi elevatores pedis bildeten nach vorn die Grenze der Pericardialdrüse. Er stützt diese Ansicht auf seine Injektionen, über die er sagt: »Ich habe gleichfalls Einspritzungen des rotbraunen Organs und zwar vom Pericardialraum aus vorgenommen, indem ich vorsichtig Berlinerblau, das in den Herzbeutel gebracht wurde, gegen die Eingänge des rotbraunen Organs durchdrückte. In diesen Fällen sah ich den Farbstoff nur in der Ausbreitung vordringen, welche das rotbraune Organ in der Fig. 13 auf Tafel 2 zeigt.« Wie schon gesagt, ist aus dieser Figur die Ausbreitung der Drüse nicht deutlich ersichtlich, da die Drüse nicht scharf gegen das umliegende Gewebe abgegrenzt ist. Wie meine Injektionen und Serienschnitte mich lehrten, ist eine genaue Abgrenzung überhaupt nicht möglich, da einzelne Drüsenschläuche sich weit in den Mantel hinein erstrecken. Meine Tuscheinjektionen zeigten mir eine andre Ausdehnung der Drüse. Die Pericardialdrüse erstreckt sich nur wenig über den vorderen Rand des Pericards hinaus. Sie hat an ihrem vorderen Ende jedoch eine Breite, die eher etwas größer ist als die am vorderen Rande des Herzbeutels. Nach hinten zu verschmälert sie sich plötzlich und läuft spitz nach hinten aus. Das hintere Ende befindet sich etwas vor dem vorderen Zipfel der Atrien. Jedoch erstreckt sich der rotbraun gefärbte Teil des Mantels viel weiter. Ich erkläre mir die Verschiedenheit der Ergebnisse daraus, daß Grobben, um nicht in den Fehler Kebers und Langers, die beide nicht vorsichtig genug injiziert hatten, zu verfallen, seine Injektionen zu vorsichtig ausführte. Die Injektion muß schon mit einem gewissen Druck ausgeführt werden, damit der Farbstoff bis in die entfernten Drüsenschläuche eindringt. Eine große Variabilität in der Ausdehnung der Drüse konnte ich feststellen, ich kann nicht annehmen, daß dies an der Art zu injizieren liegt. Ich habe keinmal ein Auslaufen der Tusche in die Mantellacunen beobachtet und habe in Fällen, in denen mir das Resultat infolge geringer Ausdehnung der Drüse fraglich erschien, nachdem ich die eingedrungene Tusche vorsichtig ausgewaschen und ausgedrückt hatte, ein zweites Mal injiziert, ohne jemals zu andern Ergebnissen zu kommen. Bei meinen Injektionen habe ich stets gefunden, daß, wenn die Ausdehnung des Organs bei verschiedenen Tieren auch variiert, doch eine Asymmetrie der beiden Seiten bei einem Tier höchstens so gering ist, daß sie nur auf das Konto der unvermeidlichen Unregelmäßigkeiten bei der Injektion zu setzen ist. Bei erwachsenen Tieren habe ich keine Verbindung der beiden Drüsenpartien unter der Mantelnaht gefunden. Auf Schnitten fand ich allerdings, daß einzelne Schläuche sich bis an und unter die Mantelnaht erstrecken. Bei einer jungen, etwa 4 cm langen Muschel liefen die Drüsenschläuche, wie ich auf Serienschnitten feststellte, unter der Mantelnaht ungefähr über dem vorderen Rande des Herzbeutels vollkommen durcheinander. Es ist möglich, daß bei weiterem Wachstum die Schläuche der beiden Drüsen auseinander gedrängt werden, jedoch ist der Gedanke auch nicht von der Hand zu weisen, daß einzelne Schläuche sich auch beim erwachsenen Tier unter die Mantelnaht erstrecken. Wie ich schon sagte, ist eine ganz scharfe

Abgrenzung überhaupt nicht möglich. In Fig. 1 ist eine injizierte Muschel dargestellt. Es ist ersichtlich, wie die schwarz injizierte Drüse dicht vor ihrem vorderen Ende ihre größte Breite erlangt, wie sie sich nach hinten allmählich zuspitzt und etwa bis zum vorderen Ansatzpunkt der Atrien an die Wand des Herzbeutels läuft. Die mittlere Partie der Drüse ist schwärzer gehalten als die umgebenden Partien, die eine Art feinen Netzwerks erkennen lassen. Es geschah dies aus dem Grunde, daß jede Injektion mit schwarzer Tusche mir den Hauptkomplex ganz schwarz zeigte, den Rand dieses Komplexes als ein schwarzes Netzwerk und darüber hinaus stets einige feine schwarze Linien, die sich noch eine kleine Strecke in den Mantel hineinzogen. Es ist dies ganz erklärlich. In den ganz schwarzen Teilen ist das Gewirr der injizierten Schläuche sehr groß, am Rande, an dem ein Netzwerk sichtbar ist, sind weniger Drüsenschläuche und dazwischen sieht man Teile des nichtinjizierten Mantels; die feinen schwarzen Linien sind endlich einzelne Schläuche, die sich noch weiter in den Mantel hinein erstrecken.

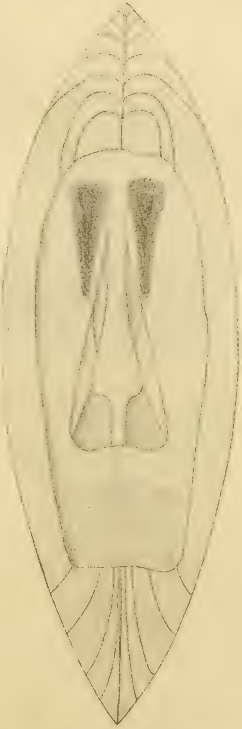


Fig. 1. *Anodonta* vom Rücken aus gesehen. Die Schale ist aufgebrochen, das Pericard gespalten. Die Pericardialdrüse ist mit Tusche injiziert. 1 : 1. Verkleinert $^4/_5$.

IV. Die Verbindung der Drüse mit dem Pericard.

Die Öffnungen der Pericardialdrüse liegen in dem vordersten Teil des Herzbeutels neben und über dem Enddarm. Dieser Teil des Pericards, die Kebersche Nebenhöhle, ist von dem geräumigen Herzbeutel durch eine vorspringende Falte getrennt, welche fast den Enddarm berührt. Diese Falte ist breit und durchsetzt in ihrer Höhe das ganze ohnehin nicht mehr sehr hohe Pericard. Vor der Falte erweitert sich das Pericard wieder beiderseits zu einer kleinen, etwa halb so langen als breiten Höhle der Keberschen Nebenhöhle, deren Längsrichtung eine horizontal durch die Muschel gelegte Ebene etwa in einem Winkel von 45° schneidet. Am Grunde dieser Höhle liegt der Wimpertrichter der Niere. Vor und über derselben, gewöhnlich dicht am Vorderrand der Höhle, liegen die Öffnungen der Pericardialdrüse. Fig. 2 zeigt eine halbierte Muschel, an der der Enddarm und das Herz fortpräpariert ist. Die Größe der einzelnen Öffnungen ist, wie Grobben schon angibt, ganz verschieden. Man kann ferner große Öffnungen beobachten, die, wie Grobben dies auch bestätigt, ein Stück weit hineingehen und am Grunde sich in mehrere kleinere teilen. Die Öffnungen senken sich unvermittelt in die Wand des Pericards etwa 1—3 mm hinein, setzen sich jedoch nicht direkt in Gänge, die in die Drüse hinein verlaufen, fort, sondern zeigen einen deutlichen Boden. In diese Löcher in der Pericardwand, oder wie ich sie nennen will, Öffnungen

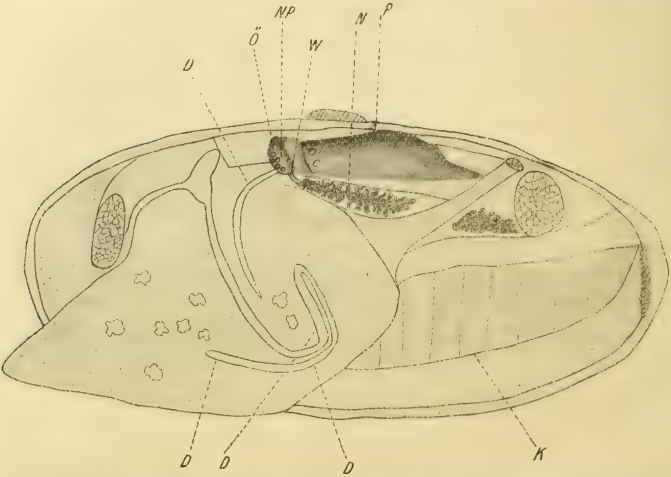


Fig. 2. *Anodonta* halbiert. Das Herz und der Enddarm sind fortpräpariert. *D* Darm; *NP* Kebersche Nebenhöhle des Pericard; *P* Pericard; *Ö* Öffnungen der Pericardialdrüse; *W*, Wimpertrichter der Niere; *N* Niere; *K* Kieme. 1 : 1. Verkleinert $^4/_5$.

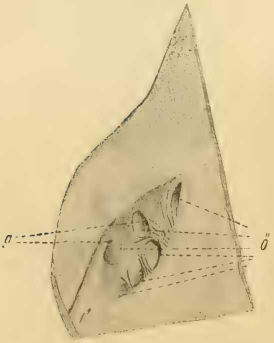


Fig. 3. Öffnungen der Pericardialdrüse. *Ö*, Öffnungen der Pericardialdrüse; *g*, in die Öffnungen einmündende Gänge. Der Darm ist fortpräpariert. 1 : 8. Verkl. $^4/_5$.

der Pericardialdrüse, münden erst die ausführenden Gänge der Pericardialdrüse. In Fig. 3 ist bei *g* deutlich der in die Öffnung (*ö*) mündende Gang zu erkennen. Die Gesamtzahl der Öffnungen schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen drei und acht, wie aus Fig. 4—7 hervorgeht. Auch ist die Form der einzelnen Öffnungen voneinander ganz verschieden. Viele zeigen elliptische Gestalt, viele runde. Ein Teil zeigt

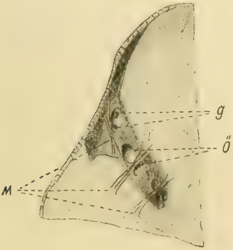


Fig. 4.

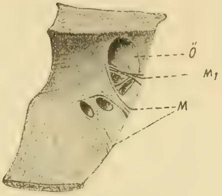


Fig. 5.

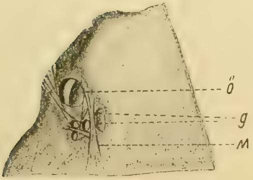


Fig. 6.

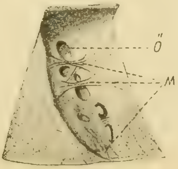


Fig. 7.

Fig. 4—7. Dasselbe. *Ö*, Öffnungen; *M*, Muskelfasern. 1 : 6. Verkleinert $^4/_5$.

nur die Form einer halben Ellipse, wie dies in den Figuren auch angedeutet wurde. In Fig. 5 und 6 sind bei *ö* zwei sehr große Öffnungen dargestellt, wie man sie häufig findet. An den unteren Rändern dieser Öffnungen münden die ausführenden Gänge. Auch konnte ich an der Wand des Pericard feine Muskelfaserchen (**Fig.** 3—7 *m*) beobachten, die teilweise zwischen den einzelnen Öffnungen verlaufen, teilweise, wie in Fig. 5 bei m_1, sich bis in die Öffnung hinein erstrecken und an deren Innenrand inserieren. Diese sind so angeordnet, daß sie wohl imstande sind, die Öffnungen, wenn auch nicht ganz zu schließen, so doch erheblich zu verengern. Die beigegebenen Figuren stellen alle die freipräparierte KEBERsche Nebenhöhle mit ihren Öffnungen dar. Es ist wichtig, um ein derartiges Bild zu erhalten, den Darm bis an seine Verwachsungsstelle mit dem Pericard fortzupräparieren. Es erfordert dies zwar große Übung, und auch dann bleibt es noch eine schwierige Arbeit, ist aber notwendig, da sich oft an der Zusammenwachsstelle von Darm und Pericard Öffnungen befinden, die ohne diese Präparation übersehen werden. Die Muskelfasern sind auf den Figuren schematisch dargestellt. Die Präparationen wurden nur an in Formol gehärteten Tieren ausgeführt. Wie schon Brück hervorhebt, sind nach der Härtung in Formol alle Muskeln leicht an ihrem silbernen Glanz zu erkennen. Durch ihren Silberglanz fand ich auch die Muskeln an ihren Öffnungen, und eine Nachprüfung an Schnitten bestätigte diesen Befund. Es fehlt uns noch hervorzuheben, daß Kebers Ausdruck, daß der Grund der von ihm beschriebenen Nebenhöhle ein netzartig durchbrochenes Gewebe sei, wohl nicht ganz zutrifft. Ich hatte von den Öffnungen niemals einen derartigen Eindruck. Jedoch hebt auch er schon hervor, daß die Öffnungen in Größe, Form und Zahl sehr variieren.

V. Bau der Drüse.

Der Bau der Pericardialdrüse von *Anodonta* wird von Keber als sehr maschig und locker beschrieben. Grobben findet die Maschen und Räume bei *Anodonta* weiter als bei *Unio*. Die Pericardialdrüse ist ein System von Drüsenschläuchen, die in die Blutlacunen des Mantels hineinhängen. Wie wir noch sehen werden, besitzt jeder dieser Schläuche Bindegewebe, und zwischen den einzelnen Lacunen und Drüsenschläuchen ziehen sich Fasern von Bindegewebe hin, die das Ganze stützen. Ich habe sowohl das Gewebe frisch unter der Lupe betrachtet, als auch Ausgüsse der Drüse angefertigt, um den Bau der Drüse zu studieren. Das Lupenbild war ganz übereinstimmend mit dem, wie es Keber und Grobben beschrieben haben. Ausgüsse der Drüse hat meines Wissens nach noch niemand angefertigt. Ich fertigte dieselben in der oben beschriebenen Art an, indem ich mich als Injektionsmasse entweder des von Schuberg beschriebenen Gemisches oder heißen Paraffins bediente. Jedoch zog ich das letztere vor. Ich hatte viel mit der Schwierigkeit zu kämpfen, daß die in den Drüsenschläuchen vorhandene Flüssigkeit ein weiteres Eindringen der Injektionsmasse verhinderte. Ich injizierte auf die gleiche Methode wie mit Tusche, natürlich reichte dieser Druck nicht, um die Flüssigkeit in der Drüse zusammenzupressen, anderseits durfte ich aber auch keinen stärkeren Druck anwenden, da sonst Zerreißungen in den zarten Geweben die Folge gewesen wäre. Einmal nur ist es mir gelungen, die Drüse in ihrer ganzen Ausdehnung zu injizieren; diesen Ausguß stellt die beigegebene

Figur dar. Leider hat sich aber der hintere Teil des Ausgusses bald nach der Injektion wieder aufgelöst, vielleicht weil sich zu viel Wasser unter das Paraffin gemischt hatte. Die Figur zeigt in stärkerer Vergrößerung den Teil eines Ausgusses. An diesen Ausgüssen ist deutlich zu erkennen, aus welchem Gewirr von Schläuchen die Pericardialdrüse sich zusammensetzt und wie zwischen diese Schläuche sich weitere oder engere Blutlacunen einschieben. Es ist ferner daraus ersichtlich, wie stark jeder einzelne Schlauch von Blut umspült wird. Daß in der Figur die Ausgüsse der einzelnen Schläuche durchweg ziemlich stark sind und am Ende stumpf zulaufen, dürfte wohl daran liegen, daß der Druck nicht reicht, um das Paraffin in die dünnen und engen Teile der Drüsenschläuche zu pressen. Das mikroskopische Bild jedenfalls zeigt uns Schläuche, die bedeutend enger sind. In Fig. 8 sind auch deutlich drei Gänge, die von den Öffnungen herkommen, injiziert. Es sind alle drei ziemlich enge Gänge, die von kleineren Öffnungen stammen.

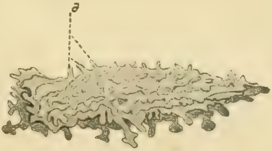


Fig. 8. Totalausguß der Pericardialdrüse. *a*, Ausgüsse der Öffnungen. 1 : 6. Verkleinert $^4/_5$.

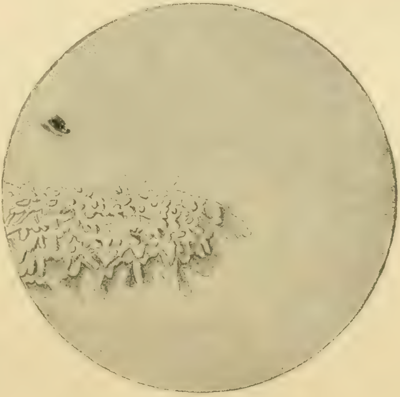


Fig. 9. Teil desselben Ausgusses. 1 : 12. Verkleinert $^4/_5$.

VI. Die Gänge im Innern der Drüse.

Die schon beschriebenen Öffnungen der Drüse führen nach Grobben des öfteren in weitere Räume. Ob dies auch für *Anodonta* zutrifft, sagt Grobben nicht, er erwähnt es nur bei der Beschreibung der Pericardialdrüse von *Unio*. Fig. 10 *a* und *b* zeigen zwei Schnitte durch das Pericard und die Pericardialdrüse von *Anodonta*. Es sind die Öffnungen (*Ö*) der Drüse ins Pericard getroffen. In Fig. 10 *a* und *b* erweitert sich der ins Pericard führende Gang dicht vor seinem Eintritt ins Pericard zu einem weiten Raum, um sich dann wieder zu verengen. Diese Erweiterung fand ich regelmäßig und kann daher **Grobbens** für *Unio* aufgestellte Behauptung auch für *Anodonta* bestätigen. Eine Verwechslung der Drüsenschläuche mit den ausführenden Gängen ist unmöglich, da letztere sich schon bei schwacher Vergrößerung deutlich durch ihr glattes, flaches Epithel von den Drüsenschläuchen unterscheiden. Weiter nach innen verzweigen sich die Gänge und senden Ausläufer nach allen Richtungen der Drüse, es ist aus den Figuren ersichtlich, wie weit sie bis in die Drüse zu verfolgen sind. In Fig. 10 *b* sind auch Teile andrer Gänge getroffen, die, ohne mit dem ganz getroffenen Gang in Verbindung zu stehen, leicht an ihrem Epithel als

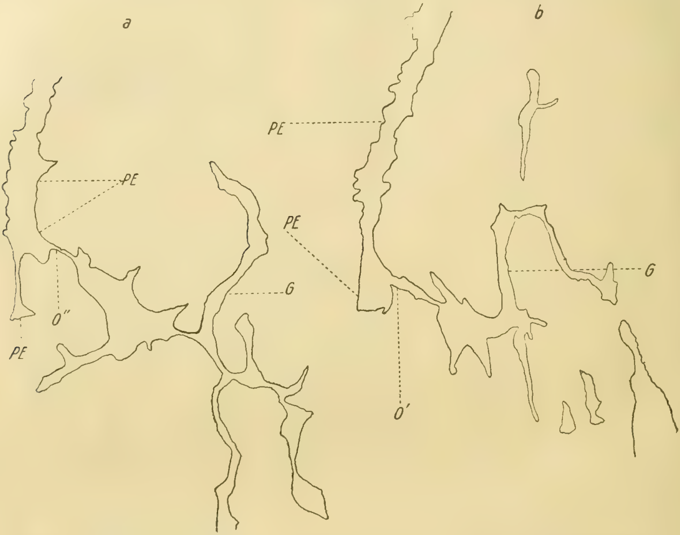


Fig. 10 A und B. Schnitt durch das Pericard, Öffnungen der Pericardialdrüse, sowie einen Teil der Drüse. Die Drüse ist nicht angegeben, sondern nur die in ihr verlaufenden Gänge. *PE*, Pericard; *Ö*, Öffnungen; *G*, Gänge. Zeiss Obj. aa, Oc. 2. 1 : 70. Verkleinert 1/2.

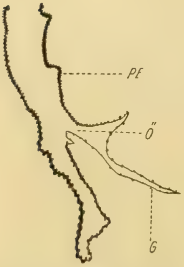


Fig. 11. Dasselbe. Es ist schematisch die Abflachung des Epithels in den Gängen dargestellt. *PE*, Pericard; *Ö*, Öffnungen, *G*, Gang. Zeiss Obj. aa, Oc. 2. 1 : 70. Verkleinert 4/5.

solche kenntlich sind. Fig. 11 zeigt einen Schnitt durch das Pericard, eine Öffnung der Pericardialdrüse und anschließend einen Gang, der ins Innere der Drüse führt. Die Abbildung stellt in schematischer Weise dar, wie das dichte und hohe Epithel des Pericard sich an der Öffnung und dem Gange allmählich abflacht. In Fig. 12 ist ein Schnitt durch einen Teil des Epithels des Pericards abgebildet. Ich brauche hier keine ausführliche Beschreibung des Pericardialepithels folgen zu lassen, da das Herz und Pericard von *Anodonta* bereits von Herrn KRUG im hiesigen Institut bearbeitet wurde. Es sei kurz darauf hingewiesen, daß das Epithel aus dicht aneinander schließenden zylindrischen Zellen besteht. Ihr Kern zeigt einen deutlichen Nucleolus. In Fig. 13 sehen wir bei schwächerer Vergrößerung einen Teil der Wand eines Ganges

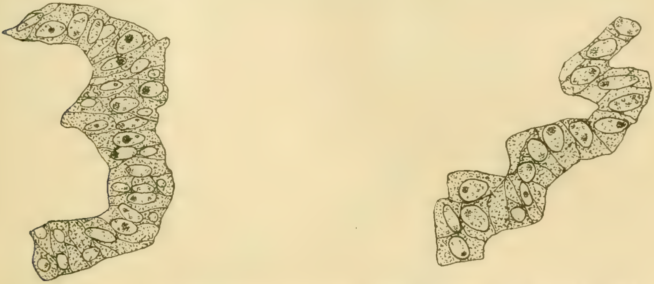


Fig. 12. Schnitt durch das Epithel des Pericards. ZEISS Immersion $^1/_{12}$, Oc. 2. 1 : 758. Verkleinert $^4/_5$.

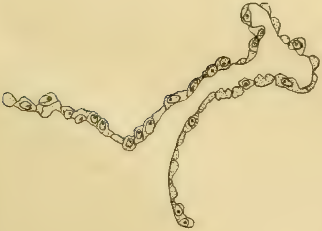


Fig. 13. Teil eines 2 mm vor den Öffnungen gefundenen Ganges in der Pericardialdrüse. ZEIS Obj. dd, Oc. 2. 1 : 310.

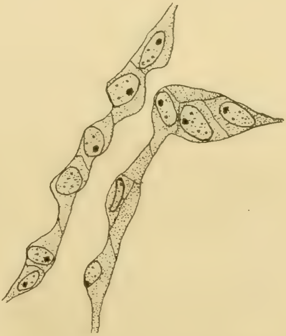


Fig. 14. Epithel eines Ganges dicht in den Öffnungen. ZEISS Immersion $^1/_{12}$, Comp. Oc. 8. 1 : 1480.

im Innern der Drüse. Da das Präparat aus einer fast lückenlosen Serie von Schnitten stammt, konnte ich feststellen, daß dieser Gang fast 2 mm vor der vordersten Öffnung liegt. Es ist eine Stelle herausgesucht worden, an welcher das Epithel besonders hoch und dicht erschien, um den sicheren Nachweis zu führen, daß die Gänge sich so weit in die Drüse hinein erstrecken. In Fig. 14 ist ein Teil eines Ganges dicht an der Öffnung dargestellt. Die einzelnen Epithelzellen liegen auch ziemlich dicht zusammen und dementsprechend ist das Ephitel noch nicht so sehr abgeflacht. Die Zellen sind außer ihrer Form in nichts von den Zellen des Pericards unterschieden, so daß ich Grobbens Resultat an *Unio* bestätigen kann. Dieser sagt: »Die letzteren (die Gänge) sind von einem Epithel ausgekleidet, welches sich direkt in das Epithel des Pericardialraumes fortsetzt.« Auch Boltzmann gibt dies in ihrer Arbeit für *Cyprina* an. Es sind bei *Anodonta* wohl die Zellen ihrer Form nach verschieden, jedoch stimmen die Zellen des Herzbeutels und der Gänge in der Drüse bezüglich des Aussehens des Plasmas und der Kerne überein. Fig. 15 endlich zeigt uns einen Gang weit im Innern der Drüse. Hier liegen einzelne Zellen, deren Leib in der Nähe der Kerne sich zu einiger Dicke aufbläht, und die dann weite spindelförmige Fortsätze aussenden, mit deren Hilfe sie mit den Nachbarzellen in Verbindung treten. Zellgrenzen ließen sich

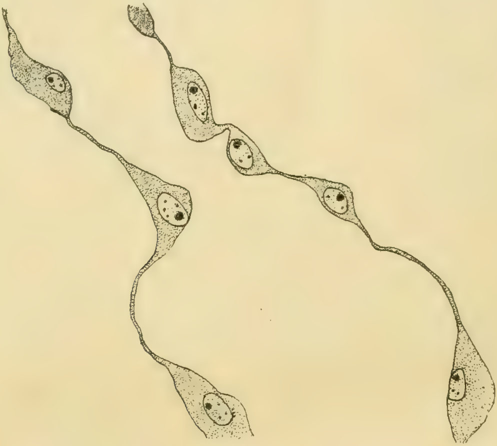


Fig. 15. Epithel eines Drüsenganges im Innern der Pericardialdrüse. Zeiss Immersion $^1/_{12}$ Comp. Oc. 8. 1 : 1480.

nicht sichtbar machen, was auch leicht erklärlich ist, wenn man bedenkt, wie dünn jene spindelförmigen Fortsätze der Zellen sind. Die Kerne zeigen ebenfalls Nucleolen und sind in nichts von denen der oben beschriebenen Zellen verschieden. Das Plasma dieser weit ausgezogenen Zellen erscheint jedoch heller als das derjenigen, die das Pericard auskleiden. Die Gänge selbst liegen gewöhnlich frei und werden von Bindegewebe in ihrer Lage gehalten. In Fig. 16 ist ein Gang abgebildet, der von Bindegewebe gestützt und gehalten wird. Es ist ein lockeres Bindegewebe mit amorpher Grundlage, in der Fasern verlaufen. Auch kleine Muskelfasern treten an die Gänge heran, sie dürften wohl, wie BOLTZMANN schon angibt, bei der Entleerung der Drüse von Excreten eine Rolle spielen. In Fig. 16 sind sowohl das Bindegewebe (*B*) als die herantretenden Muskelfasern (*M*) sichtbar.

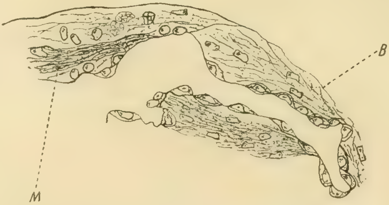


Fig. 16. Teil eines Ganges im Innern der Drüse. Der Gang ist in Bindegewebe eingebettet, es treten Muskelfasern an ihn heran. ZEISS Oc. dd. Obj. 2. 1 : 310.

VII. Die Drüsenschläuche.

Nach GROBBEN stößt das deckende Epithel der Gänge unvermittelt an das excretorische der Drüsenschläuche. Auch ich habe dies feststellen können. Oft findet man ein Bild wie das in Fig. 17 dargestellte. Man sieht hier einen Gang im Innern der Drüse, dessen flaches Epithel plötzlich unvermittelt an das Drüsenepithel stößt. Man findet jedoch niemals an der Wand direkt excretorische Zellen, sondern stets an einer kleinen Aussackung derselben, wie an der in Fig. 17 dargestellten. Es sind dies augenscheinlich die Stellen, an denen Drüsenschläuche in die ausführenden Gänge münden. Fig. 18 zeigt dasselbe Verhalten noch deutlicher. Hier läuft ein langer Gang, an dem eine größere (*a*) und eine kleinere (*b*) Aussackung deutlich sichtbar sind. Beide zeigen das typische Drüsenepithel.

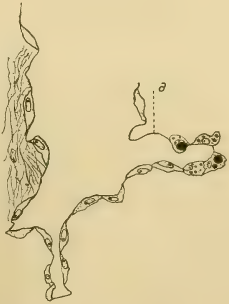


Fig. 17. Teil eines Ganges im Innern der Drüse. Bei *a* mündet ein Drüsenschlauch in denselben. ZEISS Obj. dd, Oc. 2. 1 : 310.

Wenn wir nun dazu übergehen, das eigentliche Drüsenepithel zu betrachten, so sehen wir in Fig. 19 einen Teil einer Drüse. Ein Drüsenschlauch ist ganz getroffen, von einem zweiten ist nur ein Teil dargestellt. Die Schläuche selbst werden von einer dünnen bindegewebigen Hülle, deren Struktur an den Rändern dichter erscheint als in der Mitte, gestützt. Dazwischen liegen Blutlacunen, in denen einzelne Blutkörperchen zu sehen sind. Die Epithelzellen der Drüsen stehen teilweise dicht aneinander; teilweise stehen die Zellen so weit auseinander, daß sie sich bis zur Basis hin nicht berühren. Letzteren Umstand hoben auch Grobben und Boltzmann hervor. Es ist deutlich aus der Fig. 19 ersichtlich, in wie inniger Weise die Drüsenschläuche von Blut umspült werden. In Fig. 20 ist ein Schnitt durch einen Drüsenschlauch bei starker Vergrößerung dargestellt. In seinem unteren Teil ist er schräg getroffen, daher ist das Lumen des Schlauches in diesem Teile nicht zu sehen. In einem Teil des oberen Schlauches fehlen die Zellen bis auf eine vollkommen. Es sind weite Strecken frei, nur etwas unterhalb der Zelle liegen dicht an der Wand einige Plasmafetzen, die wohl von tieferliegenden angeschnittenen Zellen stammen. Die Kerne der Drüsenzellen zeigen feine Chromatinklümpchen, ein Nucleolus fehlt in allen Zellen der Pericardialdrüse gänzlich. Auch Grobben erwähnt

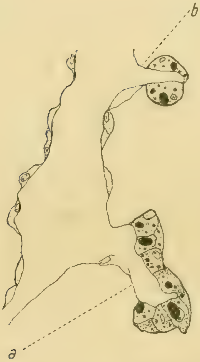


Fig. 18. Teil eines Ganges im Innern der Drüse. Bei *a* und *b* münden Drüsenschläuche in denselben. Zeiss Oc. dd, Obj. 2. 1 : 310.

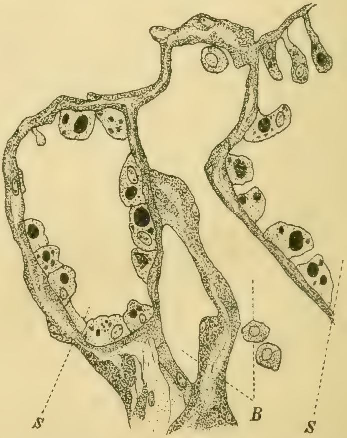


Fig. 19. Übersichtsbild über die Pericardialdrüse. Zeiss dd, Comp. Obj. 8. 1 : 540. *S*, Drüsenschlauch; *B*, Blutlakune.

einen Nucleolus in seiner Beschreibung nicht. Die Zellen zeigen ein ziemlich helles, nur schwach granuliertes Plasma, größere Concremente fehlen fast gänzlich. Einzelne Zellen zeigen kleine kugelige Körperchen, die eosinophiler Natur sind, teilweise frei im Plasma, teilweise in Vacuolen liegen. Auffallend war mir in diesem Bilde die große Zahl der Vacuolen, mit denen das Plasma teilweise völlig erfüllt ist. Es ist dies ein Stadium, was man verhältnismäßig selten findet. In diesen Vacuolen, vor allem an ihrem Rande, sind kleine Körnchen sichtbar. Einzelne Zellen, wie die mit *a* bezeichneten Zellen, zeigen in ihrem Plasma hellere und dunklere, stärker und schwächer granulierte Partien. Es war technisch nicht möglich, dies so auffällig, wie es im Präparat hervortrat, wiederzugeben; so konnte es in der Zeichnung nur angedeutet werden. Teilweise ist die Wand des Drüsenschlauches von Bindegewebe umgeben. An den Stellen, wo das Drüsenepithel fehlt, ist eine amorphe, homogene Membran, die die eigentliche Wand des Schlauches bildet, deutlich sichtbar.

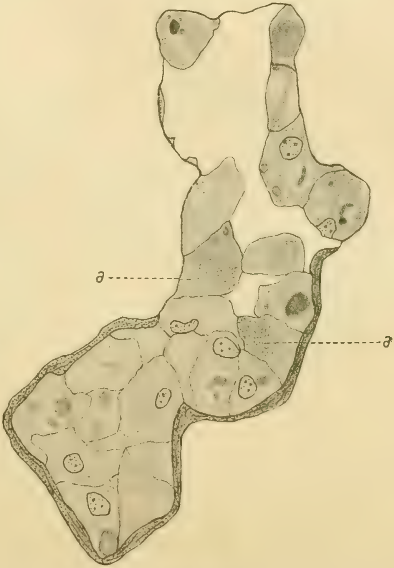


Fig. 20. Schnitt durch einen Drüsenschlauch. Bei *a* Zellen, mit verschieden stark granulierten Partien im Plasma. ZEISS Immersion $1/_{12}$, Oc. 2. 1 : 758.

Fig. 21 zeigt einen andern Drüsenschlauch. Das Präparat stammt von einer andern Muschel als das vorhergehende. Es weist dem vorhergehenden gegenüber gewisse Verschiedenheiten auf. Es ist ein kleiner Drüsenschlauch, der scheinbar fast quer getroffen ist. Das Lumen ist eng, die Zellen zeigen die gleiche Größe wie die vorhin beschriebenen. Auch die Kerne sind die gleichen wie die vorhin beschriebenen. Es ist ebenfalls hier an einem Teile der Wand des Drüsenschlauches Bindegewebe zu sehen. Die Färbung des Plasmas sowie seine Granulierung ist im allgemeinen die gleiche wie die der Zellen des vorhergehenden Präparats. Jedoch fällt sofort die Anwesenheit einer größeren Zahl kleiner kugeliger Körperchen sowie das fast völlige Fehlen von Vacuolen auf. Die Lage der Kerne in den Zellen ist verschieden, sie finden sich an der Basis sowie an der Kuppe der Zellen; es ist nur eine einzige Vacuole, an der die oben beschriebenen Körnchen zu sehen sind, vorhanden. Fig. 22 zeigt uns einen Drüsenschlauch, der bezüglich seines Zellinhaltes dem vorhergehenden nahesteht. Die Granulierung des Plasmas ist schwächer geworden. Zwei Vacuolen ohne eine Spur von Körnchen sind vorhanden. Wir finden jedoch in zwei benachbarten Zellen, *a* und *b*, je eine Vacuole, die einen trüben Inhalt zeigt und in deren Innern sich mehrere kleine kugelige Körper finden. In Zelle *c* schließlich ist eine Vacuole sichtbar, die fast völlig von einem großen Concrement ausgefüllt ist. Fig. 23 endlich stellt einen der Drüsenschläuche dar, wie man sie bei den Untersuchungen am häufigsten findet. Die Vergrößerung ist etwas stärker als bei den vorhergehenden Abbildungen. Die Zellen stehen unregelmäßig, teilweise weit voneinander, teilweise dicht gehäuft. Das Plasma der Zellen macht einen sehr homogenen Eindruck. In den Zellen liegen große Concremente, die verschieden gefärbt sind. Ihre Färbung wechselt von einem fast durchsichtigen Gelb bis zu ausgesprochenem Braun. Teilweise haben die Concremente unregelmäßige Gestalt, meist sind sie jedoch rundlich. Von einer Schichtung, wie sie Grobben bei den von ihm untersuchten Muscheln findet, habe ich nichts sehen können. Wohl finden sich Unregelmäßigkeiten in der Struktur, wie sie in der Abbildung auch dargestellt sind, jedoch

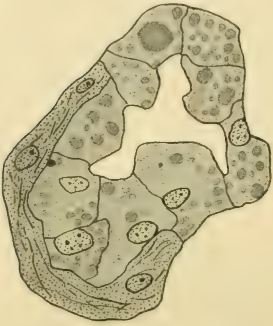


Fig. 21. Dasselbe. Zeiss Imm. $^{1}/_{12}$, Oc. 2. 1 : 758.

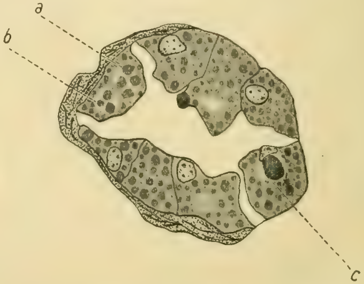


Fig. 22. Dasselbe. *a* und *b*, Zellen mit einer Vacuole trüben Inhalts, in deren Innerm mehrere kugelige Körperchen liegen; *c*, Zelle mit ähnlicher Vacuole, die aber nur einen großen Inhaltskörper zeigt. Zeiss Imm. $^{1}/_{12}$, Oc. 2. 1 : 758.

war nirgends eine eigentliche Schichtung zu beobachten. Der Schlauch ist fast ganz von Bindegewebe umgeben, nur an wenigen Stellen fehlt es völlig. Zurückschauend können wir an jedem dieser vier Bilder je eine besondere Eigentümlichkeit feststellen. Am ersten ein fast völliges Fehlen der Concremente und zahlreiches Auftreten von Vacuolen, in deren Innerm feinste Granula zu beobachten waren. Im zweiten ein Zurücktreten der Vacuolen und ein geradezu massenhaftes Auftreten kleiner kugeliger Körperchen. Im dritten finden wir ebenfalls kleine kugelige Körperchen in großer Menge, in ihm zeigten sich uns jedoch Vacuolen, in deren trübem Inhalt mehrere dieser Körper lagen. Im vierten Bilde fällt wieder das völlige Fehlen der kugeligen Körperchen auf, statt dessen treten große, gelb bis braun gefärbte, unregelmäßig gestaltete Concremente auf.

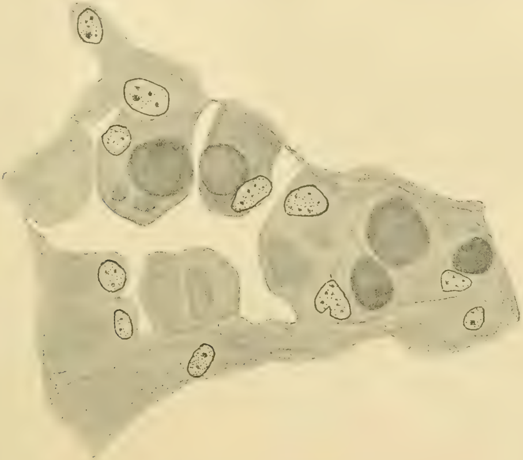


Fig. 23. Dasselbe. Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 2. 1 : 1480. Es ist die unregelmäßige Gestalt einzelner Concremente zu beachten.

VIII. Die Secretion.

Um die Secretion der Zellen noch deutlicher zu machen, habe ich in Fig. 24 eine Anzahl einzelner Zellen in verschiedenen Excretionsstadien dargestellt. Zelle *a* zeigt uns in einem ziemlich hellen Plasma eine große Anzahl von Vacuolen, an deren Rande Körnchen von wechselnder Größe zu sehen sind. Im Plasma selbst liegen wenig Körnchen, einzelne fibrillenartige Fäden ziehen sich durch die selbst nur schmalen Plasmastränge, und auf diesen scheinen die wenigen Körnchen und kugeligen Körperchen aufgereiht. Augenscheinlich werden die in den Vacuolen abgeschiedenen Körnchen, an den feinen Plasmasträngen, die die Vacuolen voneinander trennen, abgelagert. Hier wieder scheinen sie an feinen fibrillenartigen Fäden gesammelt zu werden. Zelle *b* zeigt ebenfalls eine große Anzahl von Vacuolen. An deren Rand liegen wieder feine Körnchen. Die dazwischen verlaufenden Plasmastränge sind hell, wenig granuliert und zeigen wenig Inhaltskörperchen bis auf einen Plasmaring, der sich um den Kern zieht und verschiedene Fortsätze bis zum Zellrand entsendet. Hier ist das Plasma dunkel, sehr stark granuliert und zeigt eine Menge kugeliger Körperchen als Ein-

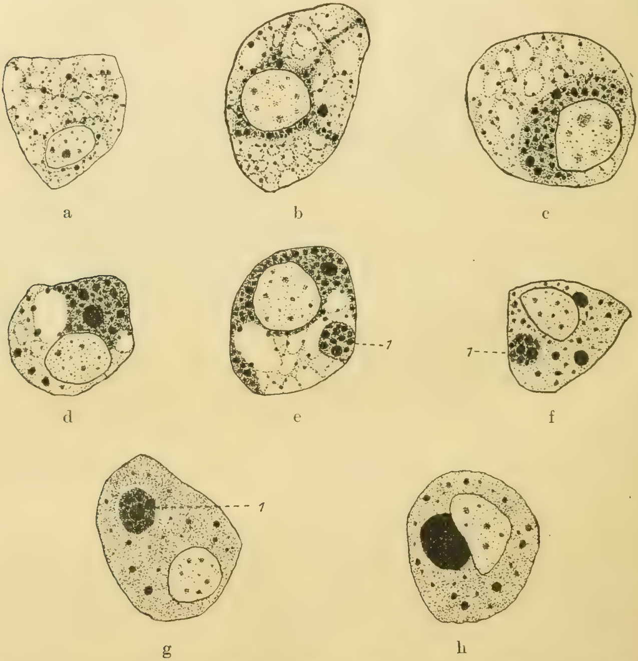


Fig. 24 *a*—*h*. Einzelne Zellen der Pericardialdrüse in Secretion. Bei 1 Vacuolen, in deren trübem Inhalt man mehrere kugelige Körperchen findet. Zeiss Imm. $^1/_{12}$. Comp. Oc. 121 : 1973.

schlüsse. Die Körnchen, die in Zelle *a* in den Plasmasträngen an Fibrillen aufgereiht lagen, sind scheinbar nun in die Nähe des Kernes transportiert und werden hier abgelagert, während der periphere Teil des Plasmas weiter secerniert. In Zelle *c* sehen wir noch weniger Vacuolen, der Plasmaring um den Kern hat sich verdunkelt und weist noch mehr Inhalt auf. Hier umschließt, wie häufig, die dunkle Partie des Plasmas nicht den ganzen Kern; jedoch findet sie sich immer wiederkehrend stets in direkter Nachbarschaft mit dem Kern. Der helle Teil des Pasmas ist ähnlich wie im vorhergehenden Bild, er weist wenig Einschlüsse auf. Der Unterschied gegen Zelle *b* ist der, daß wir um den Kern herum mehr Secretprodukte abgelagert finden. Zelle *d* zeigt uns wieder einen dunkleren und einen helleren Plasmateil. Der dunkle Teil des Plasmas ist sehr ausgedehnt, er zeigt Einschlußkörper von ganz erheblicher Größe. In dem hellen Teil des Plasmas sind nur wenige Vacuolen zu sehen, die Secretion scheint aufzuhören. Es erscheint jetzt der helle Teil des Plasmas ziemlich homogen, während der Teil, in dem die Secrete abgelagert werden, eine größere Ausdehnung besitzt. Die Einschlußkörper sind größer als bisher, wohl durch Verschmelzung mehrerer kleiner zu einem größeren. Mit Zelle *e* gehen wir in gewisser Weise wieder einen Schritt zurück. Sie führt uns wieder auf das Secretionsstadium der Zelle *d*. Der helle Teil des Plasmas scheint hier noch lebhaft zu secernieren. Die Zelle wurde abgebildet, da sie eine Erscheinung, die uns jetzt beschäftigen wird, besonders deutlich in ihrem Anfangsstadium zeigt. Bei 1 sehen wir in einer Vacuole eine Anzahl kugeliger Körperchen vereinigt, der Inhalt der Vacuole ist sonst trübe. Bei flüchtigem Zusehen wirkt diese Vacuole wie eines der in Fig. 23 dargestellten Concremente. Zelle *f* führt uns nun wieder auf das Stadium der Zelle *d* und darüber hinaus. Der gesonderte helle Teil des Plasmas ist verschwunden, das Plasma ist gleichmäßig mit Einschlüssen erfüllt und dunkel granuliert. Bei 1 ist wieder eine Vacuole sichtbar, deren Inneres mit kugeligen Körperchen erfüllt ist. Wie schon ohne weiteres aus der Zeichnung ersichtlich ist, scheinen die Körper nicht mehr scharf abgegrenzt, da der Inhalt der Vacuole sich noch mehr getrübt hat. Die kugeligen Körperchen scheinen in der Vacuole aufgelöst zu werden, worauf der allmählich sich trübende Inhalt der Vacuolen und vor allem die nächsten beiden Stadien hinweisen.

In Zelle *g* ist es kaum mehr möglich, die einzelnen Körperchen voneinander abzugrenzen, die Vacuole erscheint fast homogen und läßt sich nur noch schwer von einem Concrement, wie es Zelle *h* besitzt, unterscheiden. In letztgenannter Zelle hat sich die Zahl der kugeligen Körperchen sehr stark vermindert, und das Plasma ist heller als in den vorhergehenden Bildern geworden. Eine Vacuole fehlt. Statt dessen finden wir ein großes Concrement, durchaus gleich denen, wie sie am häufigsten in den Zellen der Pericardialdrüse beobachtet werden und wie sie auch in den Zellen der Fig. 23 abgebildet sind. Diese Reihe von Zellen, vor allem auch der Umstand, daß man solche Concremente häufig noch in Vacuolen, deren Inhalt sie fast ganz ausfüllen (s. Fig. 22*c*), findet, halte ich für ein starkes Argument zugunsten der Annahme, daß durch Verschmelzung der beschriebenen kugeligen Körperchen in einer Vacuole sich ein großes Concrement bildet.

Ich glaube in diesen Zellen die verschiedenen Secretionsstadien dargestellt zu haben. Wir sehen in den Zellen zuerst eine rege excretorische Tätigkeit, Vacuolenbildung und Körnchenablagerung. Letztere findet sowohl am Rande der Vacuolen statt, wie auch an einzelnen Fäden, die sich durch das Plasma ziehen. Weiter sahen wir die Körnchen sich vermehren, sich in einzelnen Teilen der Zelle sammeln und gleichzeitig in den andern Teilen weitere rege sekretorische Tätigkeit, bis diese allmählich nachläßt (Zelle *d*). Wir sehen weiter, wie ein Teil der runden Körperchen schließlich in einer Vacuole vereinigt wird, um miteinander zu einem großen Concrement zu verschmelzen. Dementsprechend stellt Fig. 20 einen Drüsenschlauch dar, dessen Zellen in voller Secretion sind. In Fig. 21 secernieren die Zellen noch, die Secretion ist aber schwächer geworden; in Fig. 22 hat die Secretion aufgehört, und es beginnt der Verschmelzungsprozeß der kugeligen Körperchen zu großen kompakten Concrementen, die wir schließlich in Fig. 23 vor uns sehen. Alsdann scheint die Zelle, wenn sie nicht zu sehr mit Concrementen erfüllt ist, zu neuer Secretion bereit zu sein. Ich muß hier einfügen, daß nach Grobben die Pericardialdrüse in erster Linie Wasser ausscheidet, das bei der Nahrungsaufnahme der Muschel in großen Mengen aufgenommen wird. Seit Letellier kann man wohl, wie auch vor diesem Grobben schon annahm, sicher glauben, daß die Drüse nicht nur eine wasserabscheidende Tätigkeit hat, sondern gleichzeitig auch andre Stoffe, nach Letellier Hippursäure, ausscheidet. Dafür, daß die Wasserabscheidung nicht die einzige Tätigkeit der Muschel bildet, sprechen hier schon als sicherer Beweis die Concremente, die wir in ihren Zellen finden.

Auffallend war mir, daß ich an Präparaten einer und derselben Muschel stets ungefähr ein und dasselbe Bild fand, so daß sich mir förmlich der Schluß aufdrängte, daß die Excretion phasenweise verläuft.

Zum Schlusse dieses Kapitels seien noch Grobbens Resultate zum Vergleich herangezogen. Es sei jedoch nochmals betont, daß Grobben neben der großen Zahl andrer Lamellibranchiaten nur für *Unio*, jedoch nicht für *Anodonta* eine ausführliche Beschreibung gibt. Grobben hat ebenfalls beobachtet, daß die Zellen der Pericardialdrüse kein kontinuierliches Epithel bilden. Er sagt, »sie (die Zellen) springen hügelig gegen das Lumen der Kanäle vor und schließen bloß in ihrem unteren Teil aneinander (Fig. 39). Zuweilen kann man beobachten, daß die Zellen bis zur Basis getrennt sind.« Dasselbe habe auch ich beobachten können mit der Erweiterung, daß ich die Zellen nicht nur zuweilen, sondern recht häufig bis zur Basis getrennt fand. Über den Zellinhalt sagt er: »Der Zellinhalt besteht aus runden, tropfenartigen Gebilden von sehr verschiedener Größe, die besonders am frischen Gewebe gut zu sehen sind. Daneben weist er in der Regel einen großen, braungelb gefärbten Concrementkörper auf, an welchem zuweilen eine Schichtung hervortritt (Fig. 40b). Dieser ist in den einzelnen Fällen von sehr verschiedener Form und Größe und liegt gewöhnlich in dem oberen, dem Kanallumen zugekehrten Zellteile. Nicht selten aber findet man Zellen, welche dieses Einschlusses entbehren.« Ebenso fand Grobben an Schnitten von in Chromsäure und nachträglich in Alkohol gehärteten Unionen Stellen, welche der tropfenförmigen Inhaltskörper entbehrten und wie Vacuolen aussahen. Er beschreibt also das gleiche, was auch ich gefunden habe. Daß die tropfenförmigen Inhaltskörper dem, was ich kleine kugelige Körperchen nenne, gleichzusetzen sind, steht für mich außer Frage. Nur habe ich mich gescheut, den Ausdruck Grobbens anzuwenden, da, wenn auch mir die flüssige oder zähflüssige Beschaffenheit der kleinen kugeligen Körperchen wahrscheinlich erscheint, sie doch keineswegs nachzuweisen war. Grobbens Zweifel, die er ausspricht, daß es sich bei seinen Vacuolen um Quellungserscheinungen handelt, teile ich nach meinen Resultaten nicht. Ich halte die Existenz von Vacuolen für feststehend. Eine so konzentrische Schichtung, wie er sie an den Concrementen in seiner Fig. 40b darstellt, habe ich, wie schon gesagt, nicht beobachten können. Es dürfte dies seinen Grund darin haben, daß er andre Arten als ich untersucht hat. Seine Ergebnisse über die Lage der Concremente konnte ich oft, doch nicht immer bestätigen.

IX. Der Abtransport der Exkretionsprodukte.

Über den Weg, auf dem die Abscheidungsprodukte der Pericardialdrüse abgestoßen werden, herrschen verschiedene Ansichten. Nach Grobben und Boltzmann lösen sich die mit Concrementen gefüllten Zellen von der Wand des Drüsenschlauches ab und fallen ins Lumen der Drüsenschläuche. Wie wir schon sahen, münden diese Drüsenschläuche in weitere Gänge, und die Gänge führen durch einzelne Öffnungen in den von Keber zuerst beschriebenen Teil des Pericard, in die Kebersche Nebenhöhle. Diesen Weg sollen auch die abgelösten Zellen nehmen. Von dort werden sie von dem Strom des Wimpertrichters der Niere erfaßt und gelangen durch die Niere nach außen. Dem tritt Cuénot entgegen Er gibt zu, daß rein morphologisch gesprochen wohl eine Verbindung der Pericardialdrüse mit dem Herzbeutel vorhanden sei, behauptet aber ohne ersichtlichen Grund, daß die oben beschriebenen Öffnungen virtuell seien und dauernd verstopft wären. Warum dies der Fall sei, führt er nicht aus. Er behauptet dagegen, daß sich gar nicht die ganze, mit Concrementen erfüllte Zelle ablöse, sondern nur der ins Lumen des Drüsenschlauchs hineinhängende Teil, die Kuppe der Zelle. Er scheint irregeführt zu sein durch das Aussehen der sich ablösenden Zellen, wie es auf Fig. 27 zu sehen ist, und wo es den Anschein hat, als löse sich wirklich nur die Zellkuppe ab. Die abgelösten Zellen sollen nach Cuénot durch Amöbocyten, die diapedetisch in die Drüsenschläuche hineinwandern, indem sie die Wand der Schläuche durchbohren, aufgenommen werden. Die Amöbocyten sollen durch einen »chimiotactisme positif« angezogen werden. Mit diesem Ballast sollen die Amöbocyten auf demselben Wege wieder in die Blutlacunen zurückkehren. Cuénot stützt diese Ansicht in erster Linie auf die Erwägung, daß wenige Tage nach der Injektion mit karminsaurem Ammon in den Blutkörperchen einer *Anodonta* keine Spur dieses Stoffes zu finden war, während die Zellen der Pericardialdrüse den Stoff reichlich gehäuft neben den gewöhnlichen Ausscheidungsprodukten zeigten. Später trat in der Pericardialdrüse das Karmin mehr in den Vordergrund, und nun findet Cuénot auch in den Amöbocyten das Karmin. Er gibt auch Abbildung von Amöbocyten, die sich im Innern eines Drüsenschlauches befinden, jedoch ist aus diesen nicht ersichtlich, ob es sich wirklich um Amöbocyten oder nur um abgelöste Drüsenzellen handelt. Auch eine in einer Blutlacune neben einem Drüsenschlauch liegende Amöbocyte, die sich dort mit Karmin beladen haben soll, die er abbildet, kann das Karmin auch irgendwo anders aufgenommen haben. Für die CUÉNOTsche Annahme spricht die Tatsache, daß die des öfteren, zuletzt von SIEBERT, beschriebenen Athrocyten von *Anodonta* oft Einschlüsse enthalten, die denen der Pericardialdrüsenzellen täuschend ähnlich sind. Ebenfalls haben GROBBEN und BOLTZMANN in dem der Pericardialdrüse benachbarten Bindegewebe Haufen von Körnern beschrieben, die ihrem Aussehen nach auch aus der Pericardialdrüse stammen können. CUÉNOT glaubt nun, daß, wenn auch gelegentlich Amöbocyten, die sich in der Pericardialdrüse mit Excretstoffen beladen haben, durch die Kiemen, den Mantel oder die Mundlappen, wie es DE BRUYNE beschrieben hat, auswandern, sie jedoch in erster Linie ihre Last im Bindegewebe ablagern. Er stützt diese Ansicht darauf, daß, da keine Bildungsstätte der Blutkörperchen bei *Anodonta* bekannt ist und er auch Teilungen derselben nicht häufig beobachten konnte, sonst eine zu starke Verminderung der Blutkörperchen eintreten würde. Da ich zurzeit mit der Nachprüfung seiner Injektionen beschäftigt bin, kann ich darüber kein abschließendes Urteil fällen. Ich kann jedoch durchaus in Übereinstimmung mit GROBBEN und BOLTZMANN feststellen, daß die Öffnungen der Pericardialdrüse nicht verstopft sind, sowie daß ein Teil der Produkte der Drüse jedenfalls bis ins Pericard gelangt. Häufig habe ich beim Öffnen der Muscheln in der KEBERschen Nebenhöhle Flocken gefunden, die bei mikroskopischer Untersuchung aus Concrementen der Pericardialdrüse sowie aus degenerierenden Zellen bestanden. Kerne lagen oft frei vom Plasma losgelöst, jedoch an ihrem Chromatin noch deutlich erkennbar in diesen Flocken. Fig. 25 zeigt einen Drüsengang, in dem Klumpen abgelöster Zellen flottieren. Derartige Klumpen sind fast regelmäßig zu finden und zeigen deutlich, daß jedenfalls nicht alle Produkte der Drüse durch Amöbocyten ent-

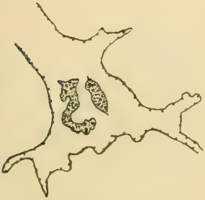


Fig. 25. Schnitt durch einen ausführenden Gang. Im Innern Klumpen abgestoßener Zellen und Concremente. ZEISS Obj. aa. Oc. 2. 1 : 70.

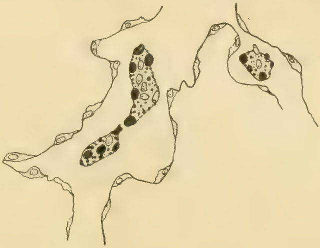


Fig. 26. Dasselbe. ZEISS Obj. dd, Oc. 2. 1 : 310.

fernt werden. Fig. 26 zeigt ein ähnliches Präparat bei stärkerer Vergrößerung. Es sind hier in den Klumpen deutlich Zellkerne sowie die Concremente zu erkennen. Zellgruppen ließen sich nie, vielleicht infolge der großen Zahl von Concrementen, vielleicht infolge der Degeneration feststellen. Fig. 27 endlich stellt einzelne abgelöste Zellen im Lumen eines Ganges, an der Stelle, wo in diesen ein Drüsenschlauch einmündet, dar. Deutlich ist an Zelle *a* zu sehen, daß dieselbe sich mit dem Kern abgelöst hat, so wie an Zelle *b* und *c* zu sehen ist, wie Cuénot wohl zu der Ansicht gekommen ist, daß nur die Kuppe der Zelle abgestoßen wird. Jedoch habe ich Bilder gefunden, auf denen die Zelle an ihrer Basis nur noch durch einen sehr feinen Plasmafaden mit der Drüsenwand in Zusammenhang steht, so daß es sicher ist, daß sich die ganze Zelle ablöst. Diese Befunde geben neben den Kernen, die wir in abgelösten Zellen sowie in den in dem Pericard oder dicht vor den Öffnungen der Drüse flottierenden Zellen finden, den sicheren Beweis dafür, daß sich die ganze Zelle ablöst. Dies scheint mir nun ein gewichtiges Argument gegen die Auffassung Cuénots zu sein. Denn, wenn sich die Zelle ablöst, so müssen sich auch in den Amöbocyten, wenn diese wirklich die abgelösten Zellen auffressen, die Kerne der aufgefressenen Zellen finden. Davon erwähnt Cuénot aber nichts, bildet auch keine derartigen Kerne ab. Er behauptet ja sogar im Gegenteil, daß sich nur die Kuppe der Zelle ablöse. Auch habe ich nie ein Bild gefunden, aus dem ersichtlich wäre, daß ein Amöbocyt sich in einen Drüsenschlauch eindränge. In Fig. 28 habe ich einen derartigen Klumpen, den ich bei einer Schnittserie dicht vor den Öffnungen sitzend

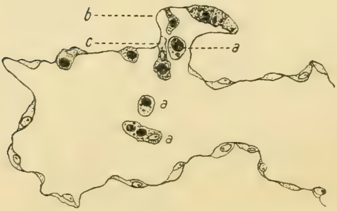


Fig. 27. Drüsenschlauch und Gang mit abgelösten und sich ablösenden Zellen. *a* abgelöste Zelle; *b* und *c*, Zellen in Ablösung begriffen. Zeiss Obj. dd, Oc 2. 1 : 310.

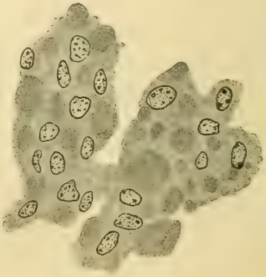


Fig. 28. Klumpen abgelöster Zellen und Concremente. Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2 1 : 758.

fand, dargestellt. Deutlich sind die Kerne zu sehen, auffallend war, daß sich in ihnen das Chromatin zu größeren Klümpchen zusammenzuballen schien. Zellgrenzen waren nicht zu erkennen, ebenso erschien das Plasma durch die Unzahl von Concrementen verdeckt. Wo es sichtbar war, sah es trübe aus. Es drängt sich nun die Frage auf, wie die abgestoßenen Zellen ersetzt werden. Ich bin nicht in der Lage, darauf eine sichere Antwort zu geben, ich habe nur an jungen Muscheln häufig Drüsenzellen gefunden, die zwei Kerne zeigten, jedoch war die Kernteilung, wenn es sich um eine solche handelte, stets schon vollendet. Ob bei alten Muscheln auf dem Wege der Teilung ein Ersatz für die abgestoßenen Zellen stattfindet, bin ich jedenfalls nicht in der Lage zu entscheiden. Da ich festgestellt zu haben glaube, daß die Excretion phasenweise verläuft, so ist auch anzunehmen, daß der Zellersatz phasenweise stattfindet. Zurzeit bin ich mit der Nachprüfung der Versuche CUÉNOTS beschäftigt, die eine Untersuchung von Woche zu Woche bedingen, und so hoffe ich, bei dieser Gelegenheit auch den Zellersatz in der Pericardialdrüse beobachten zu können.

X. Zusammenfassung.

1. Die Pericardialdrüse erstreckt sich nach vorn wenig über den vorderen Rand des Pericards hinaus, wie auch GROBBEN dies angibt. Hier am vorderen Ende erreicht sie auch ihre größte Breite. Sie verläuft von dort längs der Mantelnaht, sich allmählich zuspitzend, bis zum vorderen Ansatz der Atrien.

2. Die Pericardialdrüse besteht aus den eigentlichen Drüsenschläuchen, die in vielfachen Windungen verlaufen, den ausführenden Gängen und den Öffnungen, durch die sie mit dem Herzbeutel in Verbindung steht.

3. Die Öffnungen befinden sich in der KEBERschen Nebenhöhle des Pericard. Ihre Zahl schwankt zwischen drei und acht, ihre Größe ist sehr verschieden. In ihrer unmittelbaren Nachbarschaft finden sich kleine Muskelfasern, durch deren Kontraktion die Öffnungen verengert werden können.

4. Die Öffnungen führen in Gänge (s. GROBBEN), die sich verzweigen und sich weit bis in die Drüse hinein erstrecken.

5. An der Wand der Gänge sind einzelne Muskelfasern befestigt (s. BOLTZMANN), die zur Entleerung der Drüse von Excretionsprodukten dienen.

6. Das die ausführenden Gänge bildende Epithel zeigt dieselben Kerne in seinen Zellen, wie sie in den Zellen des Epithels des Pericards

sich finden Die Form ist langgestreckt und flach, die einzelnen Zellen stehen weit auseinander. Weiter im Innern der Gänge werden die Zellen noch flacher und stehen miteinander nur durch feine, spindelförmige Ausläufer in Verbindung. Jedoch finden sich auch Stellen, wo die Zellen wieder dichter stehen und nur wenig abgeflacht sind.

7. Die Drüsenschläuche zeigen an der Wand eine homogene Membran, auf der die Drüsenzellen sitzen. Die Schläuche werden von Bindegewebe gestützt und sind rings von Blutlacunen umgeben.

8. Das Aussehen der Drüsenzellen ist ein verschiedenes. Man findet Zellen mit wenig Plasmaeinschlüssen und viel Vacuolen; Zellen, in deren Plasma sich feine Granula und kleine kugelige Körperchen finden, sowie Zellen mit einem oder mehreren verschieden großen Concrementkörpern.

9. Die Secretion findet unter Bildung von Vacuolen und gleichzeitiger Ablagerung von Körnchen statt. Die Körnchen werden in den schmalen, zwischen den Vacuolen verlaufenden Plasmasträngen abgelagert, auf feinen Fäden aufgereiht und lagern sich in dem dem Kern benachbarten Teile des Plasmas. Gleichzeitig mit dem Erlöschen der Secretion wird ein Teil der Excretionsprodukte in Vacuolen vereinigt und verschmilzt hier zu großen Concrementkörpern.

10. Die mit Excretionsprodukten voll beladenen Zellen lösen sich von der Wand der Drüsenschläuche ab und fallen in deren Lumen. Von hier aus gelangen sie durch die Gänge und Öffnungen der Pericardialdrüse in die KEBERsche Nebenhöhle des Pericard und von dort durch den Wimpertrichter der Niere und durch diese nach außen. Ein Abtransport der Excretionsprodukte auf die von CUÉNOT beschriebene Weise konnte bisher nicht beobachtet werden.

Marburg i. H., im März 1917.

Literatur.

1. BOLTZMANN, H., Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XVI. 1906.
2. BRÜCK, A., Die Muskulatur von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CX. 1914.
3. BRUYERE, C. DE, Contribution à l'étude de la phagocytose. Arch. Biol. T. XIV. 1895.
4. CUÉNOT, L., L'excrétion chez les Mollusques. Arch. Biol. T. XVI. 1899/1900.
5. DAHLGREN, U. und KEPNER, W. H. A textbook of the principles of animal histology. New York, Macmillian Company. 1908.

6. Fernau, W. Die Niere von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CX. 1914.
7. Fuerth, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena, G. Fischer. 1903.
8. Grobben, C., Die Pericardialdrüse der Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1890.
9. — Morphologische Untersuchung über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. V. 1883, 1884.
10. — Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VII. 1886/88.
11. Hessling, Th. v., Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859.
12. Keber, I. A. F., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.
13. Kollmann, D., Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiaten, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1875.
14. Kowalewski, A., Beiträge zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biol. Zentralbl. Bd. IX. 1890.
15. Lacaze-Duthiers, H., Mémoire sur l'organe de Bojanus des acéphales lamellibranches. Ann. de sciences nat. (4 sér.). Bd. IV. 1885.
16. Langer, C., Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschrift d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. 1856.
17. Letellier, A., La fonction urinaire s'excerce chez les mollusques acéphalés par l'organe de Bojanus et par les glandes de Keber et de Grobben. Arch. Zool. expér. (2. Sér.). T. V bis. 1887.
18. Rengarten, L., De anodontae vasorum systemate. Diss. Inaug. Dorpati Livonorum. 1853.
19. Sabatier, A., Anatomie de la moule commune. Ann. d. sciences nat. Zool. (6. Sér.). T. V. 1887.
20. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden einschl. Pteropoden. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884. Bd. VII. 1887.
21. Siebert, D., Das Körperepithel von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CXIII. 1906.
22. Strohl, J., Die Excretion bei Mollusken. In Wintersteins Handb. d. vergl. Phyisologie 1914. Bd. II. 2. Hälfte. S. 481—640.

Die Leuchtorgane von Chaetopterus variopedatus Clap.

Von

Anna Krekel.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel IX—XI.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität Heidelberg im Herbst 1915 begonnen und im Sommer 1916 zu Ende geführt. Die Anregung dazu verdanke ich Herrn Prof. Bütschli. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer für das Interesse, das er meinen Untersuchungen schenkte, sowie für die vielfache Hilfeleistung, die er mir dabei zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

I. Historisches.

Zum erstenmal berichtete Will in einer 1844 erschienenen Arbeit über das Leuchten des *Chaetopterus pergamentaceus* und beschrieb dabei das Leuchtorgan folgendermaßen: »Auf der Rückenfläche des Vorderleibs liegt eine schwammige Drüse, welche durch ihre weiße Farbe gegen die gelbliche Körpersubstanz hinreichend absticht, um in ihrem ganzen Umfang genau erkannt werden zu können; sie erstreckt sich nach vorn, wo sie sich etwas verschmälert, bis nahe an den Mund, läuft an den beiden Seiten bis an die Basis der Fußstummel und bildet fast allein die vordere Hälfte der Scheide des flügelförmigen Borstenbündels am Ende des Vorderleibs.« Außer der Unvollständigkeit seiner Angaben stimmt auch die Beschreibung der Leuchtdrüse nicht mit dem tatsächlichen Befund überein. Ein derartig großes Leuchtorgan fand ich nicht. Gemeint ist wohl die dreieckige Drüse des ersten Mittelleibssegmentes, die durch ihre weiße Farbe sich deutlich von der umgebenden Körpersubstanz abhebt. Der Irrtum Wills hat vielleicht seinen Grund darin, daß bei konserviertem Material, welches aus der Konservierungsflüssigkeit für längere Zeit in schwachen Alkohol gebracht wird, die Drüsensubstanz stark quillt und die benachbarten Körperstellen bedeckt, die dadurch einen weißlichen Anflug erhalten.

Panceri veröffentlichte 1875 eine Arbeit, deren hauptsächlichster Zweck es war, zu zeigen, wo der Sitz des Leuchtens ist und unter welchen Bedingungen es zustande kommt. Er bezeichnet folgende Stellen als Sitz des Leuchtvermögens:

1) Die Antennenbasis, 2) die dorsalen Flügelfortsätze des ersten Fußpaares der mittleren Körperregion, an deren Basis sich auf der Dorsalseite zwei leuchtende Drüsen befinden, 3) das Tuberculum, der sogenannte »dorsale Saugnapf« (Joyeux-Laffuie), der die Form eines kleinen Beutels hat, 4) die Ränder und auch die Oberfläche der kragenartigen Anhänge (»palettes« bei Joyeux-Laffuie) der drei letzten Segmente der mittleren Körperregion, 5) die anale Region der Dorsaläste (Notopodien) aller Parapodien der Abdominalregion. Diese Topographie der leuchtend gefundenen Stellen steht vollkommen im Einklang mit dem, was durch neuere Untersuchungen festgestellt wurde. Hingegen ist die histologische Beschreibung Panceris vielfach nicht einwandfrei.

Joyeux-Laffuie, der 1890 eine in vieler Hinsicht sehr ausführliche und grundlegende Beschreibung auch der histologischen Verhältnisse gab, schenkte in seiner umfangreichen Arbeit den Leuchtorganen nur sehr wenig Beachtung. »Il n'est pas douteux, comme le pensait Panceri, que la luminosité ne soit due au mucus sécrété par l'animal. Ce sont, en effet, les parties qui présentent en plus grand nombre les glandes à mucus qui sont les plus lumineuses, et ce mucus, lui-même, détaché de l'animal, conserve encore pendant quelques instants une partie de son pouvoir photogénique« (p. 275). Bei der Beschreibung der Epidermis erwähnt er dann zwei Arten von »glandes unicellulaires«, die für das Tier insofern von besonderer Bedeutung sind, als ihr Secret am Aufbau der Wohnröhre wesentlichen Anteil hat. Nach einer kurzen Schilderung der Histologie dieser Zellen fährt er fort: »Elles sont surtout abondantes dans l'entonnoir buccal, sur la face dorsale de la région supérieure, sur le bord des rames en palettes de la région moyenne et presque uniformément sur toute la région inférieure; ce sont, du reste, ces parties qui sont les plus brillantes lorsque l'animal est lumineux« (p. 273). Eigentliche Leuchtdrüsenzellen und spezifisch differenzierte Leuchtorgane unterscheidet er demnach nicht. Auch seine Abbildungen lassen nichts davon erkennen.

Erst 1913 wurden in einer Arbeit von E. Trojan über Hautdrüsen des *Chaetopterus variopedatus* die Angaben der älteren Autoren über die Leuchtdrüsen, im besonderen ihre Histologie, einer Korrektur unterzogen und erweitert. Diese Arbeit wurde mir leider erst bekannt, nachdem ich meine eigenen Untersuchungen schon längere Zeit begonnen hatte.

Zweck der vorliegenden Untersuchung ist es, die leuchtend befundenen Stellen makroskopisch und besonders mikroskopisch zu studieren.

II. Material und Technisches.

Das zur Untersuchung benutzte Material stammte von der Zoologischen Station zu Neapel. Als Konservierungsmittel war ein Gemisch von 90 T. Chromsäure und 70 T. Alkohol benutzt worden. Zum Färben verwendete ich Delafieldsches Hämatoxylin mit Eosinnachfärbung. Diese Färbung erwies sich recht geeignet. Mit Thionin färbten sich die Schleim- und Leuchtzellen besonders intensiv. Versuche mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und dem Malloryschen Dreifarbengemisch ergaben keine günstigen Resultate, da das Leuchtepithel bei letzterem Verfahren mehr oder weniger zerstört wurde. Ebenso scheiterten Versuche nach Überfärben mit gewöhnlichem Hämatoxylin und darauffolgendem Differenzieren in schwach salzsaurem 70% Alkohol an der Nachbehandlung mit ammoniakhaltigen destilliertem Wasser. Das Leuchtepithel löste sich dabei vom Objektträger ab. Schwache Sodalösung anstatt des Ammoniaks hatte dieselbe Wirkung.

III. Habitusbild des Tieres.

Im Gegensatz zu den meisten Polychäten, die im Bau ihres Körpers eine regelmäßige Wiederholung gleichgebauter Segmente erkennen lassen, treten bei *Chaetopterus* drei deutlich unterscheidbare Körperregionen, Vorder-, Mittel- (Thorax) und Hinterleib (Abdomen) auf. Die Segmente des Vorder- und Hinterleibs zeigen unter sich eine ziemliche Gleichförmigkeit (Taf. IX, Fig. 1). Der Vorder- und der Mittelleib hingegen haben im Zusammenhang mit der Lebensweise des Tieres eigenartige Umbildungen erfahren, die ihm ein ganz absonderliches Aussehen verleihen.

Das Prostomium (Kopfsegment bei Joyeux-Laffuie) ist jedenfalls sehr reduziert. Die Mundöffnung liegt im Grunde eines weit geöffneten Trichters (Peristomtrichter J.-L.), der dorsal gerichtet ist, da sein ventraler Rand weit vorspringt, während sich der dorsale nur wenig erhebt. Jederseits springt der Rand des Mundtrichters als ein Lappen vor. Joyeux-Laffuie deutet den Mundtrichter als das Mundsegment, und da er das Prostomium ebenfalls als Segment erachtet, so zählt er elf Segmente an dem Vorderleib. Auf der Dorsalseite ist die eigentliche Mundöffnung durch einen Querwulst, der an eine Lippe erinnert, begrenzt. Hinter diesem Wulst (*l*, Taf. IX, Fig. 1) befindet sich ungefähr in der Mitte ein kleiner, knopfförmiger Tuberkel (*t*, Taf. IX, Fig. 1), das vordere Endstück einer Wimperrinne (*r*, Taf. IX, Fig. 1), die in der dorsalen Medianlinie des Vorderleibs verläuft. An der Basis der seitlichen Lappen des Prostomiums entspringen zwei konisch zugespitzte Antennen (*Ant*, Taf. IX, Fig. 1). Die folgenden neun Segmente des Vorderleibs sind nur auf der concaven Dorsalseite durch feine Querfurchen einigermaßen gesondert. Deutlicher wird die Segmentierung durch die seitlichen dorsalen Parapodien (Notopodien) gekennzeichnet. Es sind dies relativ kleine, konische Anhänge mit zahlreichen Borsten, die kammartig angeordnet sind. Eine Anzahl der ventralen Borsten der Notopodien des 4. Segments (v_4, Taf. IX, Fig. 1) sind durch plumpere Gestalt und dunkelbraune bis schwarze Färbung besonders ausgezeichnet. Bei mikroskopischer Betrachtung erweisen sie sich auch durch ihre abgestutzte Form von den langen, distal rautenförmig verbreiterten Lanzenborsten der übrigen Notopodien verschieden. Während die ersten acht Segmente des Vorderleibs keine ventralen Parapodien (Neuropodien) besitzen, zeigt das neunte[1] (*v.P*, Taf. IX, Fig. 1) Segment kleine, fächerartige ventrale Anhänge mit einem zarten Borstenbesatz, die wohl mit Recht als ventrale Parapodien aufgefaßt werden (Joyeux-Laffuie, p. 257). In den darauffolgenden Segmenten des Mittel- und Hinterleibs sind Neuropodien stets vorhanden.

Der Mittelleib hat die stärkste Umbildung erfahren. Das erste seiner Segmente (m^1, Taf. IX, Fig. 1) fällt besonders durch die stark vergrößerten Notopodien auf, deren Gestalt an Flügel erinnert und die daher vielfach als solche bezeichnet wurden (*Flügelforts.*, Taf. IX, Fig. 1). Diese großen, flügelförmigen Notopodien waren bei allen untersuchten Exemplaren nach vorn umgeschlagen und dem Vorderleib angeschmiegt, so daß sie sich sogar in der Mittellinie berühren konnten. So gesehen, erscheint ihre dorsal gerichtete, aber eigentlich ventrale Fläche convex. Durch ihre sehr zarte Epidermis sieht man das Borstenbündel durchschimmern; diese Borsten springen nicht nach außen vor. Schlägt man die Flügel seitwärts nach hinten zurück, so erkennt man, daß die dorsale Medianrinne des Vorderleibs sich auch auf dieses Segment noch fortsetzt, sich am Caudalende desselben gabelt und in je einen seitlichen Ast (Taf. IX, Fig. 7 a^1) längs des caudalen Randes bis zum Ende jedes Flügelfortsatzes zieht. Der Caudalrand des Flügels springt als eine im Querschnitt schnabelartige Falte vor. Die Neuropodien dieses Segments sind bereits größer als die des letzten Vorderleibssegmentes. Sie sind in der Mitte durch eine Hautfalte miteinander verbunden, welche auch äußerlich durch eine kleine Furche angedeutet ist. Der vordere Rand ist nach Art einer Hohlkehle nach oben umgeschlagen, so daß das ganze Gebilde als Saugscheibe funktionieren soll (Joyeux-Laffuie, p. 261). Dieser Funktion dienen außerdem noch besonders gebaute Borstenplatten (Taf. IX, Fig. 2), die den ganzen Rand überziehen und durch ihre bräunliche Farbe deutlich hervortreten. Bei Lupenbetrachtung sieht man nur die kleinen meißelförmigen Zähnchen (*a*, Taf. IX, Fig. 2) dieser Borsten. Löst man aber eine einzelne Borste heraus, so findet man, daß diese dunkler gefärbten Zähnchen — in der Regel waren es neun — den freien Rand einer heller gefärbten Borstenplatte (*b*, Taf. IX, Fig. 2) darstellen, die beiderseits einen stielartigen Fortsatz (*c*, c^1, Taf. IX, Fig. 2) besitzt, der auf der einen Seite doppelt so lang ist als auf der andern. Joyeux-Laffuie hält diese beiden Fortsätze für Muskeln (p. 262) und schreibt darüber: »Grâce à la présence de deux petits muscles qui s'insèrent chacun sur une des extrémites de la plaque et qui vont se perdre dans les couches musculaires profondes, ce petit appareil peut fonctionner comme une véritable scie et exécuter un mouvement de va-et-vient.« Diese Auffassung stimmt nicht überein mit dem tatsächlichen Bau einer solchen Borste. Nicht der ganze Fortsatz *c*, c^1 stellt einen Muskel dar, sondern diese beginnen erst bei *d* (*T*, Taf. IX, Fig. 2), also genau an der Stelle, wo Joyeux-Laffuie dieselben in den »tieferen Muskellagen« sich auffasern läßt.

---

[1] Trojan gibt 10 Segmente des Vorderleibs an, da er noch das folgende dazu rechnet.

Das zweite Segment (m^2, Taf. IX, Fig. 1) des Mittelleibs fällt durch seine Länge und Farbe sowie einen unpaaren Dorsalanhang auf. Längs der Dorsalseite verläuft in unregelmäßigen Windungen der relativ dicke, schmutzig-grünliche Darm. Die Darmwand ist, wie schon mit bloßem Auge ersichtlich, von vielen Falten und Furchen durchsetzt. Ein median auf der Dorsalseite verlaufender, feiner Längswulst (*d.L.W*, Taf. IX, Fig. 1) hält die Darmwindungen zusammen und verbindet sie mit dem Caudalrand des vorhergehenden Segments. Mit der Medianrinne des Vorderleibs steht dieser Hautwulst nicht in Verbindung, was sowohl makroskopisch bei Lupenbetrachtung, als auch durch den Vergleich entsprechender Querschnitte deutlich hervorgeht. Die Epidermis hat sich in diesem Wulst (Taf. IX, Fig. 3) einfach nach außen vorgewölbt. Das ringsum flache Körperepithel (*a*) verdickt sich nach der Mitte des Wulstes zu (*b*) und schließt ein Bündel von Längsmuskelfasern (*c*) ab. Der Wulst läßt sich bis zu dem dorsalen Tuberkel verfolgen. Dieser hat die Form eines Napfes oder Beutels. Nach Joyeux-Laffuie (p. 264) soll er durch Verschmelzung der terminalen Enden der dorsalen Notopodien in der Mittellinie entstanden sein. Die basalen Teile der Notopodien werden nach ihm durch zwei Hautfalten dargestellt, welche die beiden längsverlaufenden und relativ stark entwickelten Ventralmuskeln und den über ihnen liegenden Darm umfassen, um sich dann auf der Dorsalseite miteinander zu verbinden. Die Neuropodien der Ventralseite unterscheiden sich von denen des vorhergehenden Segmentes nicht.

Die drei nun folgenden Segmente (m^3, m^4, m^5, Taf. IX, Fig. 1) sind untereinander gleich. Ihre dorsalen Parapodien verschmelzen hier nach Joyeux-Laffuie zu einer Krause (*Kr*, Taf. IX, Fig. 1), welche die Leibeshöhle mit dem Darm und den Nephridien kragenartig umfaßt. Auf der Ventralseite verlaufen die ventralen Längsmuskeln, an welche die Neuropodien geheftet sind.

Die Segmente des Hinterleibs (Abdomen) sind sämtlich gleich gebaut. Ihre Zahl ist inkonstant und vielfach nicht leicht zu bestimmen, da das Hinterende sehr leicht abbricht, weshalb man verhältnismäßig selten ganz unversehrte Tiere erhält. Die Größe der einzelnen Segmente nimmt analwärts ab. Die Segmente sind äußerlich durch deutliche Querfurchen gegeneinander abgegrenzt. Dorsal verläuft über alle eine mediane Längsfurche (*f*, Taf. IX, Fig. 1). Das einzelne Segment besteht aus einem centralen Teil, der ventral abgerundet ist, und den Noto- und Neuropodien. Die Notopodien sind große, kegelförmige Gebilde. Bei den Weibchen sind sie zur Zeit der Geschlechtsreife dick angeschwollen und prall mit Eiern gefüllt, die durch die äußerst zarte Epidermis mit bloßem Auge erkennbar sind. Die Neuropodien zeigen die Zweiteilung vollendet, die bereits an denen der letzten Mittelleibssegmente angedeutet war. Es ist an ihnen ein äußerer und ein innerer Ast zu unterscheiden. Der äußere Ast ist ferner durch den Besitz eines kleinen Cirrus ausgezeichnet, der aber im Gegensatz zu den Neuropodien keinen Borstenbesatz aufweist.

IV. Topographie der Leuchtorgane.

Wie gesagt, konnte ich meine Untersuchungen nur an konserviertem Material vornehmen. »Beim toten *Chaetopterus* hört das Leuchten«, nach Panceri, »auf, sobald die Fäulnis gerade begonnen hat.« Ich muß mich also hinsichtlich der Topographie der leuchtenden Körperstellen im wesentlichen auf die Angaben Panceris und Trojans stützen. Die für die Lichtentwicklung hauptsächlich in Betracht kommenden Stellen sind jedoch auch am konservierten Tier schon mit bloßem Auge erkennbar. Von der gelblichen Farbe ihrer Umgebung heben sie sich durch eine intensiv weiße deutlich ab. Die Stellen, die sich derart besonders auszeichnen, sind zunächst dreieckige Flecken auf der concaven Seite der großen flügelförmigen Notopodien des ersten Mittelleibssegmentes, ferner die Ränder der Wülste, die die Öffnung des dorsalen Tuberkels umgeben, und schließlich elliptische Flecke auf der Ventralseite der Notopodien der Hinterleibssegmente. Einen weißlichen Anflug an den drei übrigen als leuchtend befundenen Stellen, am distalen Ende der Hinterleibsnotopodien, am Rand der drei scheibenförmigen Dorsalkrausen des Mittelleibs und an den Antennen, wie Panceri und Trojan ihn beobachtet haben, konnte ich nicht bemerken. Ich konnte nur durch die histologische Untersuchung dieser Stellen, welche die Gegenwart echter Schleimzellen ergab, feststellen, daß auch sie für die Lichtproduktion in Frage kommen.

V. Histologie der Leuchtorgane.

1. Die Antennen.

Makroskopisch erscheinen die Fühler als zwei fadenförmige Gebilde, die distalwärts spitz auslaufen. Am konservierten Material waren sie immer mehr oder weniger eingerollt, selten ausgestreckt. In ihrer intensiv braunen Färbung stimmen sie mit der ventralen Mundkrause überein und unterscheiden sich deutlich von dem gelben Farbton der übrigen Körperwand. Jeder Fühler wird, mit Ausnahme eines kleinen seiner Insertionsstelle zunächst liegenden Teiles, auf der Dorsalseite in seiner ganzen Länge von einer Wimperrinne durchzogen (Taf. IX, Fig. 4 *r*). Diese Rinne ist schon bei Lupenbetrachtung deutlich erkennbar.

Die Histologie der Fühler ist relativ einfach und auf Querschnitten gut zu studieren. Eine nicht überall gleichmäßig hohe Epidermis und eine darunter liegende dünne Längsmuskelschicht umschließen einen Leibeshöhlenraum, der von einem feinen weitmaschigen Netz reticulären Bindegewebes durchzogen wird. Die Epidermis ist beiderseits der an der Dorsalseite verlaufenden Rinne am höchsten; nach der Ventralseite hin flacht sie sich langsam ab. Sie setzt sich zusammen aus Wimperzellen, Stützzellen und Drüsenzellen. Das Stützepithel (*d*, Taf. IX Fig. 5) ist ein ausgesprochenes Wimperepithel. Die einzelne Wimperzelle ist lang fadenförmig und verbreitert sich an der Außenfläche des Fühlers, so daß hier die Zellen, dicht zusammenstoßend, ein geschlossenes polygonales Epithel bilden (Flächenschnitt Taf. IX, Fig. 6 hoch). Ihre verhältnismäßig großen Zellkerne liegen in ganz verschiedenen Höhen und treten färberisch nur wenig scharf hervor. Um so deutlicher heben sich die Basalkörperchen (*b.k*, Taf. IX, Fig. 5) des dichten Wimperbesatzes ab. Ein dünner, vertical gestrichelter Cuticularsaum (*c.s*, Taf. IX, Fig. 5) breitet sich über dem Wimperepithel aus. Unter diesem Cuticularsaum liegen in den Stützzellen feine braune Pigmentkörnchen in großer Anzahl.

Zwischen die Wimperzellen sind die Drüsenzellen eingestreut. Doch ist ihre Anordnung nicht regellos. Sie sind mit einer bestimmten Gesetzmäßigkeit auf die einzelnen Fühlerabschnitte verteilt. Zwei Arten von Drüsenzellen lassen sich deutlich unterscheiden. Die erste ist durch ihre starke Färbbarkeit mit Eosin ausgezeichnet (Taf. IX, Fig. 5 *e.D*). Diese einzelligen eosinophilen Drüsenzellen sind etwa krugförmig. Basalwärts senden sie einen feinen Fortsatz aus. Ihre Kerne sind abgeplattet und liegen meist an der tiefsten Stelle der bauchigen Verbreiterung. Ihr Inhalt besteht entweder aus mehr oder weniger zahlreichen kleinen Körnchen, oder diese sind zu einem einzigen homogenen Secretballen zusammengeflossen. Wie ich beobachten konnte, fängt das Zusammenballen der einzelnen Körnchen in dem Teil der Zelle an, der dem Ausführungsporus am nächsten liegt. Einen besonders differenzierten Ausführungskanal besitzen diese Zellen nicht. Sie münden frei in den Zusammenstoßungsecken der oberflächlichen Decke der Wimperzellen. Secretleere Zellen und solche, die gerade in Secretion begriffen sind, sind auf Querschnitten gut zu beobachten. Was das Vorkommen dieser Drüsenzellen betrifft, so finden sie sich zwar auf der ganzen Oberfläche des Fühlers, sind jedoch auf der Dorsalseite häufiger als ventral. Das gleiche gilt für die Drüsenzellen der zweiten Art. Während aber die eosinophilen immer ziemlich vereinzelt auftreten, stehen letztere in viel größerer Zahl beieinander. Sie sind durch ihre besondere Färbbarkeit mit Hämatoxylin und Thionin von den eosinophilen scharf zu unterscheiden (Taf. IX, Fig. 5 *b.D*). Auch in ihrer Form verhalten sie sich abweichend. Sie sind schlanker und kürzer bis länger spindelförmig und erstrecken sich beinahe durch die ganze Dicke der Epidermis. Basalwärts enden auch sie mit einem feinen Fortsatz. Einen besonderen Ausführungsgang besitzen sie nicht. Sie entleeren ihr Secret ebenso wie die eosinophilen. Ihre Ausführungsöffnung ist aber feiner als die jener Zellen. Der Zellinhalt besteht aus rundlichen Körnchen, die aber größer sind als jene der eosinophilen. Ihre Kerne, die sich durch ihre Färbung kaum von der Umgebung abheben, sind ebenfalls wandständig und liegen im tiefsten Teil der basal etwas verbreiterten Zellen. Trojan (S. 574) hält diese Drüsenzellen auf Grund ihrer besonders starken Färbbarkeit mit Schleimfarbstoffen und »weil das Licht von den Fühlern am intensivsten in jener dorsalen Streifenzone«, d. h. Rinnenzone, »wo sie also am dichtesten vorkommen, ausgestrahlt wird«, für die Leuchtdrüsen. Diese Annahme würde auch mit der Panceris übereinstimmen, der die Tentakelbasis als Sitz des Leuchtens bezeichnet. Auf mehr distalwärts gelegenen Querschnitten nimmt die Häufigkeit der blauen Drüsenzellen ab.

Die basalen Fortsätze all dieser Zellen lassen sich bis zur Basalmembran (Taf. IX, Fig. 5 *b.m*) verfolgen. Über dieser Membran breitet sich auf Querschnitten ein vielfach verschlungenes, ganz unregelmäßiges Maschenwerk aus, das vielleicht durch die Auffaserung der feinen Zellenden und anschließende Anastomosenbildung derselben entsteht. Seine Kompliziertheit wird noch erhöht durch das Auftreten zahlreicher feiner Ausläufer des Antennennervs. Die einzelnen Nervenfasern sind zu einem Plexus (Taf. IX, Fig. 5 *n.p*) vereinigt, der sich in der Tiefe der Epidermis verbreitet und von dem feine Fortsätze zu den Ausläufern der Epidermiszellen abgehen. In einer kleinen, seitlich der Wimperrinne gelegenen Zone erreicht dies Nervengewebe eine auffallende Dicke, während es in der Wimperrinne selbst wie alle übrigen Zellelemente geringere Höhe besitzt. Unter der Basalmembran liegen zu Gruppen vereinigt die Längsmuskelfasern (Taf. IX, Fig. 5 *l.M*). Den Abschluß nach der Leibeshöhle bildet ein zartes Peritonealepithel aus flachen, abgeplatteten Zellen (*P*). Zellgrenzen sind an ihm nur sehr schwer zu erkennen. Um so deutlicher treten die flachen, länglichen Kerne hervor.

Tangentialschnitte (Taf. IX, Fig. 6) durch den Fühler ergeben im wesentlichen eine Übereinstimmung mit den Querschnittsbildern. Die Kerne der Stützzellen (*K.D*), oft mehrere beisammen, liegen immer in den Ecken eines feinen polygonalen Netzwerks. Daß dies wenigstens zum Teil durch die Körper der eosinophilen Drüsen gebildet wird, ergibt sich sicher daraus, daß einzelne der Polygone rotes Secret enthalten. Daraus dürfte folgen, daß auch die anscheinend ganz leeren polygonalen Räume leere derartige Drüsenzellen sind und das Gesamtbild des Tangentialschnitts daher ein geschlossenes Epithel, dagegen nicht etwa ein Netzwerk von Verbindungen zwischen gesonderten fadenförmigen Zellen darstellt. Hieraus würde aber anderseits folgen, daß die Zahl dieser Drüsenzellen viel größer ist, als es nach den mit Inhalt versehenen den Anschein hat.

2. Die Leuchtdrüsen der großen flügelförmigen Notopodien des ersten Mittelleibssegments.

Während das Leuchten der Tentakel an kein besonders differenziertes Organ gebunden ist, sondern nur durch die secretorische Tätigkeit der Schleimdrüsenzellen hervorgerufen wird, findet sich in den großen Notopodien je ein besonderes Leuchtorgan. Schon bei makroskopischer Betrachtung dieses Segments fallen besondere Eigentümlichkeiten auf. Die dorsale Medianrinne teilt sich bei *a* (Taf. IX, Fig. 7) und von dieser Gabelungsstelle aus verläuft eine Rinne (*a'*) über jedes Notopodium bis ungefähr zur halben Höhe seines »vogelschnabelartigen« Endabschnitts (*b*). Der caudale Rand (*g*) dieser Rinne wird durch die verdickte Epidermis der Körperwand gebildet, während der orale Rand von einer dünnen Hautfalte (*c*) dargestellt wird, die sich ungefähr in der Mittellinie des Notopodiums erhebt. In den beiden Dreiecken, die durch die Medianrinne und deren seitliche Fortsetzungen gebildet werden, liegen die beiden ebenfalls ungefähr dreieckigen Leuchtorgane (*d*), die durch ihre weiße Farbe besonders hervortreten. Die Oberfläche des Leuchtorgans ist reichlich von Falten und Furchen durchsetzt. Eine weitere Eigentümlichkeit bietet das zu beiden Seiten der medianen Wimperrinne (*h*) eigenartig quergefaltete Epithel (*e*) der Körperwand.

Die Histologie dieses Notopodiums, das makroskopisch schon so viel Auffallendes bietet, ist sehr interessant. Ich habe daher diese Stelle sowohl auf Quer- als auf Sagittal- und Flächenschnitten untersucht. Während eine Serie von Sagittalschnitten sehr schöne Bilder von dem Leuchtepithel gab, klärten Quer- und Flächenschnitte mehr über den Zusammenhang der Leuchtzellgruppe mit den benachbarten auf. Ich beginne daher mit einer Darlegung des auf den Querschnitten durch den Wurm Beobachteten (s. Taf. IX,. Fig. 8). Die mediane Wimperrine (*a*) wird von einem typischen Wimperepithel ausgekleidet, an dem die Basalkörperchen (*b.k*) der Wimperzellen färberisch sehr schön hervortreten. In jede Zelle tritt von der Cilienbasis ein kurzer Fibrillenkonus ein. Die Kerne liegen in verschiedenen Höhen. Einzellige Hämatoxylindrüsenzellen (*b.D*) liegen vereinzelt zwischen den Wimperzellen. Zuweilen beobachtet man auch die Öffnung einer solchen Drüsenzelle am äußeren Ende zwischen den Wimperzellen. Diese Drüsenzellen unterscheiden sich aber durch Form, Farbenton und Zellinhalt wesentlich von den Schleimzellen der Fühler. Unter dem Epithel der Wimperrinne findet sich eine Schicht von Muskelfasern (*M*). Beiderseits dieser Muskellage folgt dann das Drüsenepithel der so eigenartig quergefalteten Region (*e*, Taf. IX, Fig. 7). Dichtgedrängt stehen hier eosinophile Drüsenzellen (*r.D*) mit ganz feinkörnigem Inhalt nebeneinander. Je nachdem wie eine Epithelfalte getroffen ist, haben sie entweder kürzere bis längere Flaschenform (*r.D*) oder sie sind polygonal ($r.D_1$), d. h. flächenhaft durchschnitten. Im ersteren Falle liegen die Zellkerne im tiefsten Teil der Zelle, im letzteren in den Ecken der Polygone. Auch hier ist wieder ein feiner Basalfortsatz der Zellen zu erkennen, der sich in der Tiefe in einem scheinbaren feinen Maschenwerk verliert, das durch das Auftreten nervöser Elemente (*.mp*) kompliziert wird. Dieses Netzwerk breitet sich über einer bindegewebigen

Schicht (*B*) mit zahlreichen Kernen aus, die lateralwärts an Dicke abnimmt. Den Abschluß bildet das feine Peritonealepithel (*P*) mit großen Kernen, das auch unter dem Leuchtepithel (*L.E*) hinzieht, in welches die roten Drüsenzellen lateral übergehen. Solche Zusammenhänge finden sich erst auf mehr caudalwärts gelegenen Schnitten, während auf den mehr oralen das Leuchtepithel zwar auftritt, aber noch nicht im Zusammenhang mit den roten Drüsenzellen erscheint, da letztere früher auftreten als jenes. Versprengte Leuchtzellen finden sich gelegentlich auch im Bereich der roten Drüsen (*L.Z*). Vom Leuchtepithel selbst geben solche Querschnitte keine besonders guten Bilder. Dieses ist auf Sagittalschnitten durch den Tierkörper besser zu studieren. Vervollständigt werden die Querschnittsbilder durch Flächenschnitte.

Die mehr dorsal gelegenen Flächenschnitte ergaben wesentlich verschiedene Bilder von den tiefer ventralwärts gelegenen. Während die höher gelegenen (Taf. IX, Fig. 9) noch kein Leuchtepithel aufweisen, findet sich, je weiter man in die Tiefe geht, eine um so größere Häufung von Leuchtdrüsenzellen. Auf den oberflächlich gelegenen Schnitten ist lediglich nur die Medianrinne und das beiderseits quergefaltete Körperepithel getroffen. Erstere ergibt hier Bilder, die mit den Querschnittsbildern (Taf. IX, Fig. 8) übereinstimmen. Jenseits der Muskellage (*M*, Taf. IX, Fig. 8 und 9) ändert sich aber das Bild. Die Stützzellen des Epithels (*d*, Taf. IX, Fig. 9) sind schlank, fast fadenförmig und terminal etwas verbreitert. Die Kerne sind verhältnismäßig groß und liegen verschieden hoch. Zwischen diese Stützzellen schieben sich zahlreiche einzellige rote Drüsenzellen, die den Eosindrüsenzellen der Fühler entsprechen. Die bauchige Erweiterung dieser Zellen ist entweder kurz und gedrungen oder mehr in die Länge ausgezogen. Auch sie ziehen mit einem basalen Fortsatz bis zu dem nervösen Flechtwerk (*n.p*), das sich über der Muskulatur ausbreitet. Ihre Kerne liegen an der tiefsten Stelle der bauchigen Auftreibung. Ein besonders differenzierter Ausführungsgang findet sich nicht. Sie münden zwischen den Stützzellen des Epithels. Während sie hierin mit den eosinophilen Drüsenzellen der Fühler übereinstimmen, unterscheiden sie sich wesentlich hinsichtlich ihres Inhalts. Während dort der Inhalt eine kompakte, homogene Masse oder eine Anhäufung von lauter kleinsten Körnchen war, findet sich hier eine geringere Zahl stark lichtbrechender, größerer Körnchen. Daneben treten ganz vereinzelt auch rote Drüsenzellen auf, wie wir sie in den Fühlern beobachteten. Die roten Drüsenzellen mit ihrem stark lichtbrechenden Inhalt sind besonders häufig beiderseits der Einfaltungen des Epithels, die nach Art von Secretgängen immer mit den Secreten der einmündenden Zellen angefüllt sind (Taf. IX, Fig. 9). Zu ihnen tritt noch eine zweite Art von Drüsenzellen, die in ihrer blauen Farbe, ihrer schlanken, spindelartigen Form den Hämatoxylindrüsen der Fühler sehr gleichen. Auch hinsichtlich ihres Ausführungsganges und ihres basalen Fortsatzes verhalten sie sich wie jene. Nur ihre geringere Häufigkeit unterscheidet sie von denen der Fühler. Ob auch diese Zellen für den Vorgang der Lichtentwicklung in Frage kommen, kann ich nicht entscheiden. Ihre Ähnlichkeit mit den gleichen Zellen der Fühler spricht dafür. Anderseits ist aber auf diesen Schnitten noch keine Andeutung des eigentlichen Leuchtorgans vorhanden, und da, wo dieses auftritt, verschwinden jene Drüsenzellen ganz, so daß sie doch wohl in keinem Zusammenhang stehen dürften.

Auf tiefer geführten Schnitten ändert sich dann das Bild beiderseits der Muskelschicht vollständig (Taf. IX, Fig. 10). Die Falten des Epiderms sind mit roten Drüsenzellen dicht besetzt. Die eigentlichen Stützzellen verschwinden ganz. Vereinzelt treten zwischen diesen Epithelzellen an der seitlichen Region schon Leuchtzellen auf, die allmählich immer zahlreicher werden und jene verdrängen. Die roten Drüsenzellen erlangen hier ein vollständig gleichmäßiges Aussehen durch ihren homogenen, ganz feinkörnigen Inhalt. Während auf den höher gelegenen Schnitten der Zellinhalt leuchtend rot war, ist er in diesen Schichten gleichmäßig blaß geworden und hat einen leichten Anflug ins Blaue bekommen, so daß die Zellen sich auch von den homogenen roten Drüsenzellen der Fühler unterscheiden. Auch hinsichtlich Form und Größe stimmen sie nicht mit den beiden vorerwähnten Zellarten überein. Sie sind kleiner als jene und mehr in die Länge ausgezogen. Drüsenzellen, die tangential getroffen sind, erscheinen im Zusammenhang polygonal. Die Kerne dieser Zellen sind immer wandständig und liegen auf Tangentialschnitten meist in den Ecken, auf Quer- und Flächenschnitten am tiefsten Punkt des eigentlichen Zellkörpers. Auch diese Zellen besitzen basale Fortsätze. Lateral gehen dann die roten Drüsenzellen nicht plötzlich in die Leuchtdrüsenzellen über. Das Auftreten vereinzelter Leuchtdrüsenzellen, noch ganz umgeben von roten Drüsenzellen, erklärt sich aus der Unregelmäßigkeit und den vielfachen Falten und Vorsprüngen der Oberfläche der Leuchtdrüse. Das Epithel der Leuchtdrüse verläuft nämlich nicht in einer Fläche, sondern erhebt sich in zahlreichen Windungen, die in den verschiedensten Richtungen ziehen (Taf. IX, Fig. 7, *d*). Flächenschnitte ergaben für das Leuchtepithel selbst weniger gute Bilder, dasselbe ist auf Sagittalschnitten besser zu studieren (Taf. X, Fig. 11).

Die einzelne Leuchtzelle (*d*, Taf. X, Fig. 11) ist eine hohe, cylindrische bis prismatische Zelle. Am äußeren Ende besitzt sie einen feinen Porus (Taf. X, Fig. 16). Die Zellwand verdickt sich distal in den Kanten und wölbt sich dann nach der Mitte der Distalfläche vor, so daß die Ausführungsöffnung etwas in die Tiefe eingesenkt zu sein scheint. Untersucht man die Enden der Leuchtzellen auf Flächenschnitten (Taf. X, Fig. 17), so erscheint der Porus als eine kreisrunde Öffnung. Die Zellen selbst stoßen polygonal zusammen. Zuweilen sieht man in der Ausführungsöffnung einen blassen Inhalt von etwas gröberer Struktur als der umliegende. Der aus gleichgroßen kugeligen und dicht aneinander schließenden Körnern bestehende Zellinhalt färbt sich intensiv mit Hämatoxylin und Thionin. Letztere Tatsache, sowie der Umstand, »daß sie die überwiegenden Zellelemente einer mit Sicherheit lichtausstrahlenden Körperstelle sind«, bilden für TROJAN den Grund, sie als Leuchtdrüsenzellen aufzufassen, was ja auch sicher richtig ist. Kerne in diesen Zellen mit Sicherheit nachzuweisen, ist mir nicht gelungen. Zuweilen erweckte es besonders auf Flächenschnitten, welche die Zelle in der Höhe der Ausführungsöffnung trafen, den Anschein, als ob in den verdickten Zellecken solche zu finden seien; ich konnte aber diese Frage selbst bei Anwendung von Ölimmersion nicht sicher entscheiden. Während auf den Sagittal- und Querschnitten die Form und die Anordnung der Zellen des Leuchtepithels sehr wohl zu übersehen war, war dies auf den Flächenschnitten nicht so leicht möglich. Nur dort, wo ein zwischen den Windungen gelegener, mit Secret gefüllter Zwischenraum lag, konnte ich an den anstoßenden Zellen die Grundform wiedererkennen. Das Secret in diesen Zwischenräumen war immer etwas blaßrosa gefärbt. Diese Färbung war bei Hämatoxylinpräparaten deutlicher rot als auf Thioninpräparaten und genau übereinstimmend mit dem Rot der Epithelzellen, die das Leuchtepithel umgeben.

Auf den Sagittalschnitten erregte noch eine andre Körperstelle mein besonderes Interesse. Es ist dies die Rinne, die (Taf. IX, Fig. 7) von der Gabelungsstelle (*a*, Taf. IX, Fig. 7) über jedes flügelförmige Notopodium bis ungefähr zur halben Höhe seines »vogelschnabelartigen« Endabschnitts (*b*) verläuft. JOYEUX-LAFFUIE hat auf einem Transversalschnitt, wie er ihn nennt, eine Zeichnung von dieser Stelle gegeben. Zwar hat er diese Rinne deutlich von der Medianrinne unterschieden, doch stimmt seine Zeichnung mit meinem Befund hauptsächlich dort nicht überein, wo er den caudalen Rand der Rinne, der von der verdickten Epidermis der Körperwand gebildet wird (*g*, Taf. IX, Fig. 7) darstellt. Bei der Betrachtung eines solchen Schnittes geht man am besten von der oralen Falte (Taf. X, Fig. 11) aus. An dieser Hautfalte (*H*), die den oralen Rand der Rinne bildet, lassen sich die Epithelzellen der beiden Flächen scharf unterscheiden, die durch ein feinfaseriges, nervöses Flechtwerk und eine Schicht von Bindegewebe voneinander geschieden sind. Das Epithel der oralen Fläche (*a*) ist bedeutend höher. Die Zellen bei *a* sind schlank cylindrisch. Ihr Protoplasma besitzt eine netzige Struktur und ist nur gegen das distale Ende hin verdichtet. Die Kerne liegen verschieden hoch, sind verhältnismäßig groß und rundlich. Zwischen diese Zellen schieben sich fadenförmige Stützzellen (*d*, Taf. X, Fig. 12) mit mehr länglichen Kernen ein, die immer wandständig sind. Ein ziemlich dicker, dunkel erscheinender, gestreifter Cuticularsaum (*K.S*, Taf. X, Fig. 12) bildet die äußere Begrenzung dieser Stützzellen. Basalwärts gehen die Stützzellen ohne scharfe Grenze in das nervöse Flechtwerk über. Zwischen beiden Arten von Epithelzellen liegen vereinzelte Drüsenzellen, stabförmige blaue, die durch die ganze Dicke des Epithels verlaufen, und krugförmige rote mit homogenem Inhalt und einem basalen feinen Fortsatz. Die blauen Drüsenzellen nehmen an relativer Häufigkeit nach dem freien Ende der Hautfalte etwas zu. Ganz anders verhält sich das Epithel der caudalen, der Rinne (*b*, Taf. X, Fig. 11) zugekehrten Fläche. Es unterscheidet sich nicht allein durch seine geringe Höhe von dem dorsalen, sondern auch durch seine Farbe, den Mangel von Zwischen- und Drüsenzellen und vor allen Dingen durch die Bewimperung. Kleine, fast kubische Zellen stehen in einer Reihe dicht gedrängt nebeneinander (*b*, Taf. X, Fig. 11 und *P.E*, Taf. X, Fig. 12). Die Kerne liegen in einer Reihe. Das dunklere Protoplasma läßt deutlich eine streifige Struktur erkennen. Die freie Fläche der Zellen besitzt auch hier einen Cuticularsaum. Die Cilien sind vielfach verklebt. Basalwärts ist der Übergang zu dem nervösen Fadengeflecht noch weniger scharf als bei den Zellen der oralen Fläche. Zwischen die beiden Schichten schiebt sich eine Bindegewebslamelle (*B*, Taf. X, Fig. 12) mit vereinzelten Kernen. An der Insertionsstelle (*c*, *c′*, Taf. X, Fig. 11) der Hautfalte weichen dann die beiden Epithellagen in entgegengesetzter Richtung auseinander. Während das orale sich oralwärts weiter fortsetzt und dabei plötzlich flacher wird, biegt das caudale caudalwärts um und nimmt an Höhe, aber auch an Kompliziertheit zu. Das Epithel dieses caudalen Randes der Rinne läßt schon bei schwacher Vergrößerung deutlich vier scharf voneinander abgegrenzte Zonen unterscheiden (*e*, *f*, *g*, *h*, Taf. X, Fig. 11). Die zunächst der Umbiegungsstelle gelegene Zone (*e*) besitzt ein gleichmäßig hohes Epithel, das durch seinen Reichtum an Kernen besonders auffällt (Taf. X, Fig. 13). Die sehr dichten Cilien der Stützzellen dieses Epithels setzen sich intracellulär je in einem deutlichen Fibrillenkonus fort. Die Zellkerne dieser Zellen liegen beinahe in gleicher Höhe immer dicht neben dem Fibrillenkonus. Zwischen diesen Wimperzellen liegen schmale, lange Zellen mit großen, sehr verschieden hoch liegenden Zellkernen und gleichmäßig gelbgrauem Inhalt. — An der Übergangsstelle zur zweiten Zone (*f*, Taf. X, Fig. 11) sind die zwischen das Wimperepithel gelagerten Zellen eigenartig umgebogen; etwa im letzten Drittel ihres Verlaufs nach außen biegen sie nämlich oralwärts von ihrem gerade aufsteigenden Verlauf ab (s. Taf. X, Fig. 11).

Auf diese Zone mit ihrem auffallenden Kernreichtum folgt eine zweite (*f*, Taf. X, Fig. 11 und 14), die sich durch den Besitz von eigentümlich geschwänzten Kernen auszeichnet. In bezug auf das Wimperepithel stimmt sie mit der vorhergehenden Zone (*e*) vollständig überein. Zwischen die typischen Wimperzellen schieben sich jedoch lange spindelförmige Zellen, deren terminale Enden sich nicht immer bis zur Epidermfläche verfolgen lassen. Basal endigen sie mit einem feinen Faden. Da, wo nun der Übergang des Zelleibs in den fadenförmigen basalen Fortsatz erfolgt, sitzt der keilförmige geschwänzte Kern. Das Protoplasma dieser Zellen ist genau dasselbe wie das der vorhergehenden Zone (*e*).

An die Zone (*f*) schließt sich eine Zone (*g*), die durch den Besitz von Drüsenzellen ausgezeichnet ist (*g*, Taf. X, Fig. 11 und 15). Zwischen die Wimperzellen sind zahlreiche schlauchförmige Drüsenzellen eingeschaltet, deren Inhalt sich teils mit Hämatoxylin, teils mit Eosin färbt. Rot und blau gefärbtes Secret kommt zuweilen sogar in derselben Zelle vor. Auch hier findet an der Übergangsstelle nach der nächstfolgenden Zone, wie bei der ersten, die eigenartige Abbiegung der Drüsenzellen vom gradlinigen Verlauf statt (Taf. X, Fig. 11).

Die anschließende Zone (*h*) bietet nichts Auffälliges. Sie besitzt noch die für den ganzen Zellverband der caudalen Rinnenfläche typischen Wimperzellen und ist vor allen Dingen nicht mehr so reich an Kernen als die drei vorhergehenden Zonen. Das Protoplasma ihrer Zwischenzellen ist hell und netzig strukturiert. Längs des basalen Randes aller beschriebenen Epithelzonen breitet sich eine Schicht feinster Nervenfasern aus (*n.p*). Darunter liegt eine dünne Lage von

Muskelfasern (*M*), die aber hier nicht die Dicke erreicht wie auf der Dorsalwand des Notopodiums. Den Abschluß bildet ein flaches Peritonealepithel.

3. Die Leuchtorgane des dorsalen napfartigen Anhangs des zweiten Mittelleibssegmentes.

Ähnliche Verhältnisse wie die oben beschriebenen weist das folgende Segment in bezug auf sein Leuchtorgan auf. Als solches kommt der napfartige Anhang (Tuberculum, Taf. IX, Fig. 1) in Frage. JOYEUX-LAFFUIE hat diesen Napf, den PANCERI »Tuberkel« nannte, als »ventouse dorsale« gedeutet, der dem Tiere dazu dienen soll, sich an die innere Wand seiner Wohnröhre anzuheften. »Cette ventouse est la seule partie située sur la face dorsale qui soit susceptible de retenir l'animal à son tube.« Der Mangel jeglicher Muskulatur in dem Napf läßt diese Behauptung jedoch sicher unhaltbar erscheinen.

JOYEUX-LAFFUIE gibt dann (p. 624) folgende Beschreibung des Organs: »La ventouse dorsale est arrondie extérieurement et creusée à l'intérieur d'une cavité profonde.« Mit dieser Beschreibung stimmen meine Beobachtungen nur wenig überein. Die Gesamtgestalt des sog. Napfes (Taf. X, Fig. 18) ist etwa kugel- bis warzenförmig, jedoch bei verschiedenen Individuen ziemlich variabel. An seinem Vorderende hängt er durch einen Stiel, der sich etwa senkrecht zu der dorsalen Mittellinie des Tierkörpers richtet, mit diesem zusammen. Der früher erwähnte mediane dorsale Längswulst (*d.L.W*) setzt sich auf dem vordersten Teil des Napfes fort, spaltet sich jedoch sofort in zwei seitliche Wülste (*W*), die bis nahe an das Hinterende des Napfes ziehen, um sich hier wieder zu vereinigen. Diese beiden Wülste oder Falten sind mehr oder weniger deutlich quergefaltet. Sie umschließen ein dorsales Mittelfeld (*M.F*) des Napfes, das schwach dorsalwärts gewölbt ist. In der hinteren Hälfte dieses Mittelfelds erblickt man eine ziemlich weite, etwas spaltartige Öffnung (*H*), deren Mündungsrand selbst wieder wulstartig verdickt ist (*e.W*, Taf. X, Fig. 18). Diese Öffnung führt in eine tiefe Höhle des Napfes, die denselben fast völlig durchzieht und ihn zu einem hohlen Gebilde macht. Die genaue Beschaffenheit dieser Höhle läßt sich nur auf Querschnitten ermitteln und soll daher erst später erörtert werden. Die seitlichen Regionen des Napfes werden von hohem Leuchtepithel (*L.Ep*) eingenommen, das durch seine weiße Farbe und sonstige Beschaffenheit sofort auffällt und in dieser Hinsicht ganz mit dem Leuchtepithel der flügelförmigen Fortsätze übereinstimmt. Wie dieses ist es äußerlich hirnartig gewunden und sehr hoch. Die Ventralwand des Napfes zwischen den beiden Leuchtorganen ist sehr dünn und mit ganz niederem Epithel versehen (Taf. X, Fig. 20 u. Taf. XI, Fig. 21).

Der genauere Bau des Napfes erfordert die Betrachtung von Querschnitten, aus welchen sich die Beschaffenheit eines noch zu erwähnenden Längsschnitts, wie er auf Fig. 19 nach einem Modell dargestellt ist, rekonstruieren läßt. Taf. X, Fig. 20 *I—IV* zeigt einige Querschnitte, deren Lage am Organ auf Taf. X, Fig. 19 durch die Pfeile *I—IV* angegeben ist. Zunächst sehen wir auf Fig. 20 *I—III*, daß die Leibeshöhle des Körpers in das Organ eindringt (b_1, b_2), und zwar in zwei Hälften, die durch eine Fortsetzung des dorsalen Darmmesenteriums (Septum) in eine rechte und linke Hälfte geschieden sind. Dies »Septum« reicht jedoch nur bis zum Eingang der obenerwähnten Höhle des Napfes (vgl. Taf. X, Fig. 19); wo diese sich öffnet, hört es auf, d. h. es dringt diese Höhle in das Septum ein und setzt sich gewissermaßen an seine Stelle, indem es die beiden Blätter des Septums auseinander drängt, die sich dann der Höhlenwand als Peritoneum auflagern (s. Taf. X, Fig. 20 u. Taf. XI, Fig. 21). Die Höhle senkt sich bis nahe an das Vorderende ein (H_1, Taf. X, Fig. 19) und hat etwa die Umrisse der Ventralwand des Napfes; etwa auf der Grenze ihres vorderen und zweiten Viertels bildet die Höhle auf der Ventralwand zwei kleine zipfelförmige Aussackungen (Taf. X, Fig. 20 *II*, H_2), die in ähnlich gebaute zipfelartige Vorsprünge auf der Ventralwand eindringen. Die Wülste (*W*) treten auf den Querschnitten deutlich als zwei flügelartige Bildungen hervor. Am hinteren Ende wird von der Höhle durch eine Querfalte (Taf. X, Fig. 19) ein weiterer zipfelförmiger Fortsatz (H_3) abgesondert.

Die histologischen Verhältnisse lassen sich am besten auf den Querschnitten studieren. Hierbei ergibt sich, daß das Epithel der Dorsalwand des Napfes, das im allgemeinen den Bau des Körperepithels hat, bewimpert ist und zahlreiche mit Hämatoxylin sich färbende schlauchförmige Drüsenzellen enthält. Dies Epithel umkleidet auch den größten Teil der Wülste (*W*), doch hört auf deren Lateralseite die Bewimperung bald auf (Taf. XI, Fig. 21 u. Taf. X, Fig. 22), und das Epithel verändert sich insofern, als es auf eine große Strecke (Zwischenzone) eosinophile Drüsenzellen führt. Die Stützzellen besitzen in dieser Zone einen deutlich gestreiften Cuticularsaum, sind jedoch nicht bewimpert. Basalmembran, Bindegewebe und Nervenschicht verhalten sich wie gewöhnlich. An den Zwischenzonen grenzt das hohe Leuchtepithel, das, wie schon oben angegeben, die Seiten des Napfes vollständig überzieht und hier wegen seiner Höhe die schon oben erwähnten vorspringenden Leuchtorgane bildet. Caudalwärts verschmälern sich diese allmählich, da der Napf sich hier in dorsoventraler Erstreckung allmählich mehr und mehr verschmälert. Wie gesagt, werden die Leuchtzellen hier sehr hoch, doch tritt diese Erhöhung an den Rändern des Leuchtorgans ganz allmählich auf, so daß sie hier keine plötzliche ist. Zwischen den ventralen Rändern der beiden Leuchtorgane wird die Wand des Napfes sehr dünn (Taf. X, Fig. 20).

Für das Studium der Histologie dieser Stelle eignen sich am besten Bilder von Querschnitten. Der Querschnitt (Taf. XI, Fig. 21) gibt das Bild einer Stelle aus dem Beginn des hinteren Drittels des Napfes. Bei *a* ändert sich das bis dahin gleichmäßige Epithel der äußeren Körperwand. Es tritt auf einer kleineren Strecke ein helleres Epithel mit eosinophilen Drüsenzellen dazwischen auf. Gleichzeitig hört die Bewimperung auf. Wir erhalten dann ungefähr ein Bild wie Taf. X, Fig. 22. Das Epithel setzt sich zusammen einmal aus cylindrischen Stützzellen. Am distalen Ende verbreitert sich die Zelle etwas (*S.Z*, Taf. X, Fig. 22). Ihre schmalen, etwas in der Längsrichtung ausgezogenen Kerne liegen verschieden hoch. Sie sind verhältnismäßig groß und treten färberisch sehr deutlich in die Erscheinung. Zwischen den Stützzellen liegen die roten Drüsenzellen, niemals in Gruppen beieinander, sondern immer einzeln. Jedoch werden sie häufiger, je weiter die Schnitte caudal liegen. Die roten Drüsenzellen gleichen in ihrer Beschaffenheit sehr den eosinophilen Drüsenzellen, die an den Fühlern sich finden. TROJAN stellt diese Ähnlichkeit in Abrede. Er schreibt den für einen Vergleich in Frage kommenden Zellen der Fühler einen feinkörnigen Inhalt zu, zum Unterschied von dem homogenen Inhalt der hier zu beobachtenden. Rote Zellen mit feinkörnigem Inhalt fand auch ich in den Fühlern. An Zahl waren diese dort aber nicht so häufig wie die Drüsen mit homogenem Inhalt, die ich auch an dem Tuberkel wiederfand. Ich halte es für leicht möglich, daß die Drüsen mit feinkörnigem Inhalt eine Vorstufe derjenigen mit homogenem sind und bin durch Vergleich von verschiedenen Schnitten in dieser Ansicht nur bestätigt worden. Jedenfalls fand ich, daß die Drüsenzellen mit feinkörnigem und mit homogenem Inhalt immer zusammen auftreten, während rote Drüsenzellen mit grobkörnigem Inhalt ganz unabhängig von einer der beiden vorerwähnten Arten sehr zahlreich auftraten. Was nun die Histologie der roten Drüsenzellen, die in dem hier zu beschreibenden Schaltstück auftreten, anbelangt, so haben wir es hier wieder mit krugförmigen Zellen zu tun, die einen feinen basalen Fortsatz besitzen. Die Kerne liegen an der tiefsten Stelle der basalwärts auftretenden Verbreiterung, sind abgeplattet und wandständig. Der Zellinhalt besteht aus einer kompakten homogenen Masse, die durch ihre Rotfärbung auffällt. In einigen Zellen scheint sie noch in kleine, feine Körnchen zu zerfallen. Da sie einen besonderen Ausführungsgang nicht besitzen, entleeren sie ihr Secret zwischen den Stützzellen des Epiderms. Die basalen Zellfortsätze sind vielfach gewunden und in Schleifen gelegt. Sie fasern sich in der Tiefe auf und anastomosieren mit den Nervenfasern. Die Epidermis liegt auf einer Basalmembran, an die sich nach innen ein Bindegewebe von ziemlich kompakter Beschaffenheit anlegt (Taf. X, Fig. 22 *B*). Die Bindegewebskerne sind groß, färberisch deutlich zu erkennen und besonders durch ihre Häufigkeit auffällig. Den Abschluß nach innen bildet ein deutliches Peritoneum mit abgeplatteten, großen Kernen (Taf. X, Fig. 22 *P*). Die Epidermis dieser Zwischenzone ist an ihrem freien Rande von einem feinen Cuticularsaum begrenzt, der durch seine dunklere Färbung deutlich zu erkennen ist (*K.S*, Taf. X, Fig. 22). Lateralwärts geht diese Streifenzone in das besonders im hinteren, caudalen Abschnitt fast gleich hohe Leuchtepithel über (*L.E*, Taf. X, Fig. 22). Durch seine intensive Blaufärbung ist es als solches leicht zu erkennen. Wir haben es wiederum mit hohen cylindrischen Zellen zu tun, die am terminalen Ende etwas vorgewölbt sind. Zuweilen ist auch ihr feiner Ausführungsporus zu sehen, der hier ebenso beschaffen ist wie bei den Leuchtzellen des vorhergehenden Segments. Basal ruht die Zelle auf der Basalmembran. Auch hinsichtlich ihres körnigen Inhalts stimmen sie mit den früher beschriebenen Leuchtzellen überein. Auf Schnitten, die noch mehr caudal liegen als Taf. XI, Fig. 21, nimmt das Leuchtepithel einen immer kleiner werdenden Raum ein, bis zuletzt nur noch eine kleine Gruppe von einigen wenigen Leuchtzellen zu beobachten ist. Auf derartig tief gelegenen Schnitten treten dann auch versprengte Leuchtdrüsenzellen einzeln zwischen den Zellen der Schaltzone auf. Während also auf den am weitesten caudal gelegenen Schnitten eine kleine Zone ganz frei von Leuchtepithel ist, schiebt es sich oralwärts zwischen die Zone der roten Drüsenzellen, bedeckt allmählich einen immer größer werdenden Raum und verdrängt so die Zwischenzone. Medialwärts schließt sich an diese Zone der roten Drüsenzellen eine solche, in der die Blaufärbung überwiegt (Taf. XI, Fig. 21 *W* u. Taf. X, Fig. 22 *b.D*). Schlanke schlauchförmige Drüsenzellen mit dunkelblau gefärbtem Inhalt ziehen durch die ganze Dicke des Epithels, dessen Zwischenzellen wieder durch den Besitz eines deutlichen Wimperbesatzes ausgezeichnet sind (Taf. X, Fig. 22 *W.E*).

4. Die Ränder der drei letzten Mittelleibssegmente (M_3—M_5).

Während an dem soeben beschriebenen Segment, an der Licht ausstrahlenden Körperstelle, eine Anhäufung von Drüsenzellen mit vollständigem Ausschluß von Zwischenzellen stattfand, haben wir bei den hier in Frage kommenden Randpartien beinahe die gleichen Verhältnisse wie an den Fühlern. Die Körperwand dieser drei Notopodien ist auffallend zart und durchscheinend. Nur nach den in zahlreiche Falten gelegten Rändern zu wird die Epidermis etwas dicker. Untersucht man ein Stückchen Körperwand aus der Randzone eines solchen Notopodiums auf Längsschnitten, so erhält man Bilder wie Taf. XI, Fig. 23.

Die Epidermis setzt sich auch hier aus zwei verschiedenen Elementen zusammen, aus Stütz- und Drüsenzellen. Das Stützepithel besteht aus hellen, schmalen Zellen mit langen, schmalen, relativ großen Kernen. Den Abschluß nach dem freien Rande zu bildet ein dunkler gefärbter Cuticularsaum (*K.S*). Zwischen diese Stützzellen sind die Drüsenzellen eingestreut. Auch hier sind Hämatoxylin- und Eosindrüsen zu unterscheiden.

Die Eosindrüsenzellen treten in drei verschiedenen Formen auf. Einmal finden sich hier wiederum solche, wie wir sie bereits in den Fühlern und zuletzt in der Nachbarzone des Leuchtepithels des vorhergehenden Segments (Taf. X, Fig. 22) beobachtet haben. Krugförmige Drüsen mit homogenem Inhalt, die auch hinsichtlich ihrer Kerne und der basalen Fortsätze jenen der Fühler gleichen. Neben diesen, die besonders an der Stelle, wo der dorsale Rand des Notopodiums in den ventralen umbiegt, häufig auftreten, finden sich solche, die in ihrer Form, ihren Kernen und den basalen Fortsätzen mit jenen übereinstimmen. Nur ihr deutlich rot gefärbter Inhalt unterscheidet sie von jenen; denn während jener einen kompakten, homogenen Pfropfen bildet, ist er hier aus einer Anzahl von verhältnismäßig großen, lichtbrechenden Körnchen zusammengesetzt. Dieselben Drüsenzellen fanden sich neben den Leuchtorganen der flügelartigen Fortsätze (Taf. IX, Fig. 9). Eine dritte Art eosinophiler Drüsenzellen ist hinsichtlich ihres lichtbrechenden Inhalts von den zuletzt beschriebenen höchstens in der Größe der einzelnen Secretkörnchen zu unterscheiden, insofern als diese hier allgemein etwas kleiner zu sein scheint als dort. Wesentlich unterschieden sind sie aber durch ihre Gestalt und Größe. Während die einen kurz und gedrungen erscheinen, sind die andern lang und durchsetzen die ganze Dicke des Epithels, so daß sie ungefähr doppelt so lang sind. In ihren Ausführungsöffnungen verhalten sich alle drei Zellarten gleich. Sie entleeren ihr Secret, da ein besonders differenzierter Ausführungsgang nicht vorhanden ist, zwischen den Deckplatten des Epithels.

Während nun diese eosinophilen Drüsenzellen niemals in größeren Verbänden zusammen auftreten, finden sich die blauen Drüsenzellen immer mehr oder weniger zahlreich zu Gruppen von zwei, drei und mehr vereinigt. Sie sind hier nicht so lang als in den Fühlern (Taf. IX, Fig. 5 *b.D*), und mehr bauchig. Auch sie münden zwischen den Stützzellen. Basal zeigen sie wieder einen feinen Fortsatz. Ihre Kerne sind wandständig und wenig deutlich. Hinsichtlich ihres Inhalts gleichen sie den entsprechenden Zellen der Fühler. Basal findet auch hier wieder die Verbindung zwischen feinsten Ausläufern der Epidermis und Nervenfasern statt. Darunter breitet sich dann eine Schicht Bindegewebe aus (Taf. XI, Fig. 23).

5. Die Leuchtorgane der Hinterleibsnotopodien.

a. Basale Leuchtorgane.

Eine sehr vollkommene Ausbildung erlangen die Leuchtorgane in den Segmenten des Hinterleibs. Schon bei makroskopischer Betrachtung fallen auf der Anal- und Medianseite derselben gelegene, weiße Flecken von verhältnismäßig bedeutender Größe auf, und beim Vergleich mit den Leuchtorganen des ersten und zweiten Mittelleibssegments lassen sich diese rein äußerlich schon als entsprechende Gebilde erkennen. Da die Wand der Notopodien gerade an dieser Stelle besonders dünn und zart ist, ist das Leuchtorgan sehr leicht zu beobachten. Bei Lupenbetrachtung gewahrt man auf der dorsalen Basis des Notopodiums außerdem einen feinen Schlitz, der schräg lateromedianwärts verläuft. Auf Querschnitten durch das Notopodium findet man an der betreffenden Stelle eine Einstülpung des Leuchtepithels (*Oe*, Taf. XI, Fig. 25). Dieser Schlitz ist die äußere Öffnung des Segmentalorgans. Jedes Segment der Hinterleibsregion besitzt ein Paar Nephridien. An dem einzelnen Nephridium ist ein prä- und ein postseptaler Teil zu unterscheiden. Als präseptaler Teil ist nämlich der Wimpertrichter des Nephridiums aufzufassen, durch welchen das Nephridium mit der Leibeshöhle in direkter Verbindung steht. Er ist verhältnismäßig groß und schmiegt sich eng an das Dissepiment an, das an dieser Stelle ziemlich rückgebildet ist. Dieser Teil erscheint bei Lupenbetrachtung reichlich gefaltet, während der freie Teil der Trichterwand nach außen etwas umgebogen ist. Die postseptale Fortsetzung des Trichters stellt zunächst eine Röhre dar, die in der Richtung des Ventralmuskels und eng an ihn angeschmiegt, caudalwärts verläuft; dieser Abschnitt ist an seiner etwas bräunlichen Färbung leicht zu erkennen. An die Röhre schließt sich das sog. »réservoir segmentaire« (JOYEUX-LAFFUIE) an. Nach ihm ist es ein besonders differenzierter, stark vergrößerter Teil des Segmentalorgans. Es füllt die beiden seitlichen Räume der Leibeshöhle, in welche diese durch den Darm geteilt wird, sozusagen vollständig aus. Selbst in die Hohlräume der äußeren Neuropodienregion reicht es mit einigen Schleifen hinein. Diese außerordentliche Erfüllung der seitlichen Leibeshöhlenräume durch das Nephridium wird nach JOYEUX-LAFFUIE nur zur Zeit der Geschlechtsreife geringer, indem es durch die Ovarien zum Teil aus seiner Lage gedrängt und mehr lateral verschoben wird. Der hinterste, am dorsalsten gelegene Abschnitt des »réservoir segmentaire« ist nun zum Leuchtorgan umgewandelt. PANCERI, der als erster den Hinterleibsnotopodien Leuchtvermögen zuschrieb, bezeichnete Drüsen der »rami superiori« der Parapodien als Sitz der Lichtproduktion und stellt diese Drüsen hinsichtlich ihres histologischen Baues neben die der andern Leuchtorgane, ausgenommen nur die große Drüse des ersten Mittelleibssegments. JOYEUX-LAFFUIE beschreibt das Segmentalorgan zwar sehr genau, erwähnt aber bei dieser Beschreibung die Leuchtorgane gar nicht. Seine Zeichnung des Nephridiums (Taf. XVIII, Fig. 7) läßt in der Mitte des réservoir eine Einschnürung erkennen, die ungefähr der Übergangsstelle des réservoir in das Leuchtorgan entspricht. Den Zusammenhang zwischen Nephridium bzw. »réservoir segmentaire« und Leuchtorgan hat TROJAN als erster gefunden und die Verbindung zwischen diesen beiden Organen direkt erwiesen. Er betrachtet die Leuchtorgane als »modifizierte Harnblasen« der Nephridien, die ihr Secret durch den obenerwähnten feinen Spalt entleeren. Zur genaueren Untersuchung dieser Verhältnisse fertigte ich verschiedene Quer- und Längsschnittserien an, die sowohl über den Zusammenhang der einzelnen Teile des Nephridiums untereinander, als auch über seine Verbindung mit den Leuchtorganen den gewünschten Aufschluß gaben. Leider gestattete das in Chromsäure konservierte Material die Präparation in toto nicht, so daß ich mich in dieser Hinsicht an die Beschreibung von JOYEUX-LAFFUIE halten muß. Taf. XI, Fig. 24 gibt das Bild eines Querschnitts, der den Zusammenhang zwischen Körper und Notopodium zeigt. Die Leibeshöhle ist deutlich in drei Abschnitte geteilt. Im mittleren (*1*) liegt der Darm, der durch ein ventrales und ein dorsales Mesenterium (*Mes*) an die Körperwand befestigt ist. Ventralwärts vom Mesenterium liegen die beiden großen Ventralmuskeln. Die beiden seitlichen Abschnitte des Cöloms werden ausschließlich von dem Segmental- und Leuchtorgan eingenommen. Bei geschlechtsreifen Weibchen liegen zu beiden Seiten des Darms die Ovarien, die dann die übrigen Organe mehr oder weniger verdrängen. Auf Schnitten, die durch den mehr oralen Abschnitt eines Segments geführt sind, erfüllt das Leuchtorgan die beiden seitlichen Räume ausschließlich. Nur in einem kleinen Teil der Leibeshöhle, der dem äußeren Ast des Neuropodiums angehört, finden sich noch einige kleine Schleifen des Segmentalorgans. Das Leuchtorgan erscheint auf solchen Schnitten als eine einzige, mächtig entwickelte, etwa sackförmige Drüse, deren Wand in einer Menge dicht zusammengepreßter vor- und einspringender Falten, die sich häufig selbst wieder verzweigen, gelegt ist (Taf. XI, Fig. 24—26). Auf diese Weise ist ein eigentliches Lumen des drüsenartigen Organs nahezu geschwunden, und der Bau läßt sich hauptsächlich nur so verfolgen, daß man die Verschiedenheit der Außen- und Innenfläche des gefalteten Epithels, sowie die dünne Bindegewebsschicht, die sich zwischen die zusammengepreßten Außenflächen der Falten einschiebt, zu Hilfe nimmt. Das charakteristische Epithel des Leuchtorgans, das sich auch hier wieder mit Thionin ungemein stark färbt, setzt sich über die Öffnung (*Oe*, Taf. XI, Fig. 25) hinaus noch auf der Medianseite des Notopodiums distalwärts eine Strecke weit fort, um jenseits der distalen Hälfte desselben in ein anders geartetes Epithel überzugehen. Hierdurch wird sicher bewiesen, daß das Leuchtepithel, sowie das ganze Leuchtorgan ectodermaler Herkunft ist. Den Zusammenhang zwischen Nephridium und Leuchtorgan zeigen solche Querschnitte sehr schön. Während auf Schnitten durch den mehr oral gelegenen Teil eines Segments die seitlichen Räume (*2*, *2*, Taf. XI, Fig. 24) ausschließlich von dem Segmentalorgan erfüllt sind, vollzieht sich ungefähr in der Mitte des »réservoir segmentaire« der Übergang des Nephridiums in das Leuchtorgan, d. h. das Lumen des einen Organs steht in offener Verbindung mit dem des andern (Taf. XI, Fig. 26). Die hochzellige Wand des Leuchtorgans geht ohne besondere Übergangszone plötzlich in die von niedrigen Zellen gebildete des Nephridiums über. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß diese Leuchtorgane in der Tat die distalen Endteile der Nephridien sind, d. h. die modifizierten Harn- oder Endblasen, deren ectodermale Natur ja auch schon früher festgestellt wurde. — Über die Histologie des Nephridiums und des Leuchtorgans geben Querschnitte guten Aufschluß. Die Wand der Nephridialröhre besteht aus einer Epithellamelle (Taf. XI, Fig. 29) mit einer darunter liegenden dünnen Basalmembran, die durch einen Peritonealüberzug aus flachen Zellen abgegrenzt wird. Das Epithel besteht aus fadenförmigen Zwischenzellen mit elliptischen Kernen und aus prismatischen Zellen mit runden Kernen. Das sehr durchsichtige Protoplasma der letzteren wird nur basal etwas dichter. Im Plasma sind zahlreiche kleine Concretionen, konzentrisch geschichtete Kügelchen, deren Vorkommen aber nur auf das Epithel des »réservoir segmentaire« beschränkt ist, sichtbar. Die freien Zellenden scheinen zuweilen bewimpert zu sein. Da ich dies Verhalten nur hier und da fand, so möchte ich eher vermuten, daß es sich um fädig geronnenes Secret handelt. Nur der Wimpertrichter ist durch die Gegenwart echter Wimperzellen ausgezeichnet. Auch Drüsenzellen ließen sich hier feststellen.

Die histologischen Verhältnisse des Leuchtorgans sind im wesentlichen, d. h. insbesondere die der Leuchtzellen mit denen der Organe am I. und II. Mittelleibssegment übereinstimmend. Während sich aber bei den Leuchtorganen dieser beiden letzteren Segmente kein flimmertragendes Stützepithel zwischen den einzelnen Leuchtdrüsenzellen vorfindet, ist ein solch bewimpertes Stützepithel zwischen den Leuchtdrüsenzellen der Hinterleibsnotopodien deutlich zu beobachten (Taf. XI, Fig. 27 *W.E*). Fadenartig schmale, schlanke Stützzellen treten zwischen die Drüsenzellen. Ihre verhältnismäßig großen Kerne sind länglich und liegen in ganz verschiedenen Höhen. Die gut entwickelten Cilien ragen, zu kleinen Büscheln vereinigt, in die engen Secretgänge hinein und sind durch das austretende Secret oft untereinander verklebt und dann auch schwieriger zu erkennen. Die Drüsenzellen sind schlank cylindrisch und besitzen wie jene der Mittelleibsorgane einen Ausführungsporus (*L.E*, Taf. XI, Fig. 27). Einen Kern in diesen Zellen nachzuweisen, ist mir nicht sicher gelungen. Am basalen Teil der Leuchtdrüsenzellen fand ich hier noch deutlicher als bei denen der zwei ersten Mittelleibssegmente einen von dem übrigen Zellinhalt abweichenden Inhaltskörper. Es sind dies unregelmäßig geformte Schollen, die sich bei Hämatoxylinfärbung von dem gewöhnlichen körnigen blauen Zellinhalt dadurch unterscheiden, daß sie einen Anflug ins Dunkelrote besitzen. Sie als degenerierte Kerne aufzufassen, scheint mir zum mindesten sehr gewagt. Jedenfalls würden sie, wenn dies der Fall wäre, ganz wesentlich von allen bei den verschiedensten Organen und auf den verschiedensten Schnitten beobachteten Kernformen abweichen. Wahrscheinlicher scheint es daher zu sein, daß sie eine eigenartige, ganz wahllos geformte Zusammenballung von Secret sind. Im übrigen findet sich auch in diesen Drüsenzellen genau derselbe körnige Inhalt, der sich hier, wie überall, wo er auftritt, durch seine auffällige Färbbarkeit mit Schleimfarbstoffen auszeichnet. Außen wird die Drüsenwand von einem feinen, peritonealen Epithel mit flachen Zellen und unregelmäßiger Zellbegrenzung abgeschlossen (*P*, Taf. XI, Fig. 27).

Was für die Leuchtorgane der Hinterleibssegmente besonders lehrreich sein dürfte, ist der Zusammenhang zwischen Leucht- und Nephridialorganen. Trojan schreibt darüber: »*Chaetopterus* entledigt sich durch die Nephridien zugleich seiner Genitalprodukte, der Eier und Spermatozoen; es ist mir zwar nicht klar, was für einen Zweck es hätte, wenn den Genitalprodukten beim Passieren der Leuchtdrüsen leuchtendes Secret beigegeben werden sollte; geschieht aber solches doch, dann liefert dieser Fall einigermaßen eine Erklärung dazu, wie Eier leuchtender Tiere, die allzuoft schon als selbstleuchtend betrachtet wurden, zu ihrem Leuchtvermögen kommen können, nämlich durch Umhüllung des Leuchtsecrets der Mutter«, eine Ansicht, die jedoch jedenfalls nur sehr beschränkte Bedeutung besitzt, da in manchen Fällen das Leuchten der Gonaden und des Eiinhalts selbst erwiesen ist.

b. Die distalen Leuchtorgane.

Während Panceri bei seiner Aufzählung der Leuchtorgane die distalen Enden der Hinterleibsnotopodien nicht erwähnt, bezeichnet Trojan auch diese Stellen als leuchtend und weist hier analoge Verhältnisse nach wie an den Fühlern.

Makroskopisch kann man an den Spitzen der Notopodien deutlich zwei Zonen unterscheiden, eine lateral (*lat*, Taf. XI, Fig. 25) gelegene, die keinen besonderen Unterschied im Vergleich mit der Epidermis der Umgegend verrät, wenn man als solchen nicht einen ganz unbedeutenden weißlichen Anflug ansehen will; die andre, medial (*med*, Taf. XI, Fig. 25) gelegene Zone fällt durch die außergewöhnliche Dicke des Epiderms und reichliche Querfaltung merklich auf. Auch der Farbenton, ein intensiveres Gelb, hebt diese Stelle etwas aus der Umgebung hervor. Die ersterwähnte Zone ist jene, die für das Leuchten hier in Betracht kommt. Ihre Histologie stimmt nahezu vollständig mit der der entsprechenden Stellen an den Fühlern überein. Die Epidermis verläuft hier nicht eben, sondern bildet Falten, die jedoch auf dieser Seite (*lat*, Taf. XI, Fig. 25) nicht so zahlreich sind als auf der Gegenseite (*med*). Das Epithel besteht wiederum aus Stütz- und Drüsenzellen. Die schmalen Stützzellen mit ihren länglichen, beiderseits abgeplatteten Kernen unterscheiden sich von denen der Fühler nur durch den Mangel der Wimpern. Die eingeschalteten Drüsenzellen sind zweierlei Art, mit Hämatoxylin sich färbende blaue von schlank spindelförmiger Gestalt mit körnigem Inhalt und eosinophile. Die blauen Zellen sind an der Spitze des Notopodiums am häufigsten; basalwärts nimmt ihre Zahl allmählich ab. Die roten Drüsenzellen haben auch hier Krugform und den gleichen homogenen Inhalt, den ich bei den entsprechenden der Fühler beschrieb; auch hinsichtlich der Kerne und Ausführungsöffnungen verhalten sie sich genau wie jene. Gegen die Mitte des Füßchens hin nimmt dieses Epithel an Dicke ab und geht allmählich in die überaus dünne Epidermis der Körperwand über. Am Grunde dieser Epithelschicht verläuft eine hier nur sehr schwach entwickelte Zone nervösen Gewebes, an die sich eine Lage ziemlich kompakten Bindegewebes anschließt, die aber basalwärts immer dünner wird. Auf der Medianseite (*med*, Taf. XI, Fig. 25) ist sie viel stärker.

Am Ende des Notopodiums, da, wo die Epidermis sich stark verdickt, geht die soeben beschriebene Zone in ein ganz anders geartetes Epithel über, das durch seine intensivere Rotfärbung mit Eosin und die viel zahlreicheren Drüsenzellen, welche die Stützzellen auf den Schnitten fast ganz verdrängen, sofort auffällt. Es ist dies die Zone der sogenannten Spinndrüsen (*S.D*, Taf. XI, Fig. 25). Neben eosinophilen Drüsenzellen mit körnigem Inhalt finden sich hier besonders häufig solche mit fädigem Inhalt. Diese Fäden sind bisweilen spiralig aufgerollt, bisweilen zu einem dichten Knäuel verschlungen. Sie werden vom Tiere beim Bau der Wohnröhre benutzt. Hinsichtlich ihrer Form, des Ausführungsporus und der Kerne unterscheiden sie sich kaum von den krugförmigen eosinophilen Drüsenzellen. Nur ganz selten findet sich an der Umbiegungsstelle zu dieser Zone und jenseits derselben auf der medianen Seite des distalen Notopodiums noch eine versprengte Leuchtdrüsenzelle. Taf. XI, Fig. 28 gibt einen Flächenschnitt des Epithels an der Spitze des Notopodiums. Nach links sind die blauen Drüsenzellen häufiger als nach rechts, was der Verteilung derselben auf die laterale und mediale Seite des Notopodiums entspricht. Die einzelne Zelle erscheint hier als polygonales Gebilde. Die in den Ecken liegenden Zellkerne gehören den Zwischenzellen an.

Auf meinen Präparaten fiel mir noch eine weitere Körperstelle auf, deren histologische Verhältnisse mich an die der leuchtenden Ränder der drei hinteren Mittelleibssegmente erinnerten. Es sind dies Schnitte durch den Cirrus, der dem äußeren Ast der Neuropodien angehört. Besonders die Spitze dieses unscheinbaren Anhangsgebildes zeigt diese Übereinstimmung. Sämtliche drei Arten von roten Drüsenzellen finden sich auch hier wieder, krugförmige mit homogenem Inhalt besonders häufig, krugförmige mit grobkörnigem Inhalt und lange basal verbreiterte, die durch die ganze Dicke des Epiderms ziehen und hinsichtlich der Korngröße ihres Inhalts ein mittleres Stadium zwischen den beiden ersteren Arten darstellen könnten. Dazwischen treten blaue Drüsenzellen, die meist zu zwei und mehr zusammenliegen, von kurzer, gedrungener Form auf, die in Bezug auf ihren Inhalt, ihren basalen Fortsatz und ihre Kerne mit den gleichen Elementen der Randzone der drei letzten Mittelleibssegmente vollständig übereinstimmen. Ob auch diese Stellen für die Lichtentwicklung in Frage kommen, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls spricht die weitgehende Übereinstimmung mit der Histologie der lichtausstrahlenden Stellen der drei hinteren Notopodialränder des Mittelleibs dafür.

Auffallend für die Verteilung der Drüsenzellen scheint mir der Umstand zu sein, daß überall an den leuchtenden Körperstellen — ausgenommen die basalen Leuchtdrüsen der Hinterleibsnotopodien — eosinophile Drüsenzellen in merkwürdiger Häufigkeit in nächster Umgebung der Leuchtdrüsen auftreten. Dies ist besonders deutlich zu beobachten an den Leuchtdrüsen des Tuberkels am zweiten Mittelleibssegment, wo das von stabförmigen blauen Drüsen durchsetzte Epithel der Körperwand plötzlich aufhört und an seine Stelle ein solches mit vorherrschend eosinophilen Drüsen tritt. Deutlicher noch tritt das Nebeneinander von blauen Leuchtdrüsen und eosinophilen Drüsen am ersten Mittelleibssegment hervor. In welchem Verhältnis beide Drüsenzellarten zueinander stehen, läßt sich auf Grund histologischer Beobachtungen wohl kaum entscheiden. Vielleicht führen chemische Untersuchungen hier zu einem befriedigenden Ergebnis.

Zum Schluß meiner Arbeit soll noch kurz erwähnt werden, was über die chemisch-physiologische Seite des Leuchtvorgangs bis jetzt an lebendem Material von Panceri und Trojan beobachtet worden ist. Nach Panceri besteht der das Licht hervorrufende Inhalt der Leuchtdrüsen aus einer gelblichen, lichtbrechenden Substanz, die in ihren physikalischen Eigenschaften und ihrer Löslichkeit in Alkohol und Äther an Fett erinnert. Das Licht bezeichnet er als saphirfarben, während Trojan es als azurblau beschreibt. Seine Intensität ist nach den übereinstimmenden Resultaten beider Forscher so intensiv, daß man auch im dunkeln Raum Personen erkennen und die Uhr ablesen kann. Es tritt nur bei Reizung auf. Hört diese auf, so erlischt es langsam. Ein Wiedereinsetzen der Lumineszenz auf erneute Reizung erfolgt immer erst nach Ablauf einer mehr oder weniger langen Zeitspanne; es kann sich dabei sogar um Stunden handeln. Eine Ausbreitung des Lichtes von einer auf Reizung hin aufleuchtenden Stelle auf eine andre Körperstelle findet nicht statt. »Es erscheint und bleibt bloß unmittelbar am Ort des Reizes.« Auch Bruchstücke des Wurms behalten ihre Leuchtkraft. Das Leuchtphänomen kann durch rein mechanische Reizung oder auch durch Temperaturzunahme des Seewassers, sowie durch Anwendung von Süßwasser, Formol, Alkohol oder eines schwachen elektrischen Stromes hervorgerufen werden. Dabei erscheint an den Leuchtstellen eine Substanz, die sich im Wasser wolkenartig verbreitet und sich unter dem Mikroskop aus einer Unzahl von lauter kleinen, leuchtenden Pünktchen zusammengesetzt erweist.

Heidelberg, im April 1917.

Literaturverzeichnis.

1868. Claparède, E., Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. Mém. soc. phys. et d'hist. nat. Genève. T. 19.

1890. Joyeux-Laffuie, J., Etude monographique du Chétoptère. Arch. zool. exp. (2. sér.) T. VIII. p. 245—360.

1872. Panceri, P., La luce e gli organi luminosi di alcuni annelidi. Trad. p. A. Faure. Rev. scienc. nat. T. IV.

1913. Trojan, E., Hautdrüsen des Chaetopterus variopedatus. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissenschaften Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CXXV. S. 565 bis 596.

1844. Will, F., Über das Leuchten einiger Seetiere. Arch. Naturg. 10. Jahrg. Bd. II. S. 328—342.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Fig. 1. Gesamtansicht von *Chaet. varioped.* von der Dorsalseite. *d.L.W*, dorsaler Längswulst; *f*, mediane Längsfurche; *l*, Querwulst; m^1, I. Mittelleibssegment; m^2, m^3, m^4, m^5, II., III., IV., V. Mittelleibssegment; *r*, Wimperrinne; *t*, Tuberkel; v^4, Notopodien des IV. Segments; *v.P*, ventrale Parapodien.

Fig. 2. Borste eines ventralen Parapodiums. *a*, meißelförmige Zähnchen; *b*, Borstenplatte; *c*, c_1, Borstenstiele; *d*, Muskelfasern.

Fig. 3. Querschnitt durch den Längswulst des II. Mittelleibssegments. *a*, flaches Epithel der Körperwand; *b*, verdicktes Epithel des Wulstes; *c*, Längsmuskulatur.

Fig. 4. Fühler. *r*, Wimperrinne.

Fig. 5. Stück eines Fühlerquerschnitts. *d*, Stützzellen; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *n.p*, Nervenplexus; *b.m*, Basalmembran; *b.k*, Basalkörperchen; *c.s*, Cuticularsaum; *l.M*, Längsmuskulatur; *P*, Peritonealepithel.

Fig. 6. Flächenschnitt durch das Fühlerepithel. *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *k.d*, Kerne der Stützzellen.

Fig. 7. Dorsalansicht des I. Mittelleibssegments mit den beiden Notopodien (Flügelfortsätzen). *a*, Gabelungsstelle der Rinne *h*; *a'*, seitlicher Ast der Rinne; *b*, Endabschnitt; *c*, Hautfalte; *d*, Leuchtorgan; *e*, quergefaltetes Epithel der Körperwand; *g*, caudaler Rinnenrand.

Fig. 8. Querschnitt durch die Medianrinne des I. Mittelleibssegments mit angrenzendem quergefaltetem Körperepithel . *a*, Medianrinne; *B*, Bindegewebe; *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *b.k*, Basalkörper; *L.E*, *L.Z*, Leuchtdrüsenzellen; *M*, Mukulatur; *m.p*, Nervengewebe; *P*, Peritonealepithel; *r.D*, $r.D_1$, eosinophile Drüsenzellen.

Fig. 9. Oberflächlicher Flächenschnitt durch das erste Mittelleibssegment. Medianrinne und angrenzendes quergefaltetes Epithel der Körperwand. *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *d*, Stützzellen; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *M*, Muskulatur; *n.p*, Nervenzellen; *W.E*, Wimperepithel.

Fig. 10. Tiefer Flächenschnitt durch dieselbe Körperregion wie Fig. 9. *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *L.E*, Leuchtdrüsenzellen; *M*. Muskulatur; *W.E*, Wimperepithel.

Tafel X.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die seitliche Rinne des Flügelfortsatzes (in Hinsicht auf diesen quer). *a*, Epithel der Oralfläche der Hautfalte; *b*, Wimperepithel der Ventralfläche der Hautfalte; *B*, Bindegewebe; *c*, Insertionsstelle der Falte; *d*, Leuchtepithel; *e*, *f*, *g*, *h*, verschiedene Zonen des unteren Rinnenrandes; *H*, mittlere Hautfalte; *K.S*, Cuticularsaum.

Fig. 12. Stück eines Querschnitts durch die mittlere Hautfalte des Flügelfortsatzes. *B*, Bindegewebe; *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *d*, Deckepithel; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *K.S*, Cuticularsaum; *n.p*, Nervenfasern; *P.E*, Pflasterepithel.

Fig. 13. Stück eines Querschnitts der Zone *e*. (Vgl. Fig. 11.) *M*, Muskulatur; *n.p*, Nervenplexus; *P*, Peritoneum; *p. Z*, Plasmazellen; *W.E*, Wimperepithel.

Fig. 14. Stück eines Querschnitts aus der Zone *f*. (Vgl. Fig. 11.) Zwischenzellen durch den Besitz von geschwänzten Kernen ausgezeichnet.

Fig. 15. Stück eines Querschnitts aus der Zone *g*. (Vgl. Fig. 11.) Bemerkenswert das Vorkommen von Drüsenzellen *D*.

Fig. 16. Leuchtdrüsenzellen des Flügelfortsatzes mit Ausführungsöffnungen *A.Oe*.

Fig. 17. Flächenansicht der Leuchtdrüsenzellen in der Höhe der Ausführungsöffnung *A.Oe*.

Fig. 18. Dorsalansicht des Napfes (Tuberkel) des II. Mittelleibssegments. *d.L.W*, dorsaler Längswulst; *e.W*, wulstartige Verdickung des Mündungsrandes der Öffnung; *H*, Öffnung des Mittelfelds; *K.W*, seitliche Wand; *L.Ep*, Leuchtzone; *M.F*, Mittelfeld; *W*, Wulst.

Fig. 19. Medianhalbierter Napf, linke Hälfte des Napfes nach einem aus Querschnitten rekonstruierten Modell. H, H_1, H_2, H_3, Höhle; *H.F*, Stiel; *W*, Wulst.

Fig. 20. *I, II, III, IV*, Querschnitte durch den Napf in der Höhe der Pfeile *I—IV* auf Fig. 19. b_1, b_2, Leibeshöhle; H, H_1, Höhle; *L.E*, Leuchtzone; *W*, Wulst.

Fig. 22. Stück eines Querschnitts auf der Grenze zwischen Leuchtepithel und angrenzendem Epithel der Körperwand aus dem dorsalen Napf des II. Mittelleibssegments. *B*, Bindegewebe; *b.D*, Hämatoxylindrüsenzellen; *Bm*, Basalmembran; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *L.E*, Leuchtepithel; *K.S*, Cuticularsaum; *n.p*, Nervenplexus; *P*, Peritonealepithel; *W.E*, Wimperepithel.

Tafel XI.

Fig. 21. Querschnitt aus der hinteren Hälfte des Napfes. *a*, Zwischenzone; b_1, b_2, Leibeshöhle; *H*, Höhle; *L.E*, Leuchtzone.

Fig. 23. Stück aus einem Längsschnitt durch die Randzone der kragenartigen Notopodialanhänge der drei letzten Mittelleibssegmente. *B*, Bindegewebe; *d*, Zwischenzellen; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen; *K.S*, Cuticularsaum; *L.E*, Leuchtepithel; *P*, Peritoneum.

Fig. 24. Querschnitt durch die Mitte eines Hinterleibssegments.

Fig. 25. Querschnitt durch den freien Teil eines Hinterleibsnotopodiums der linken Seite. *B*, Bindegewebe; *Bo*, Borsten; *L*, Leuchtorgan; *L.E*, Leuchtepithel der distalen Zone; *Oe*, Öffnung des Leuchtorgans (Nephridium); *S.D*, Spinndrüsenzone.

Fig. 26. Zusammenhang zwischen dem Leucht- und Nephridialorgan aus einem Querschnitt durch ein Hinterleibssegment. *i.Oe*, innere Öffnung des Leuchtorgans in das Nephridium; *L*, Leuchtorgan; *N*, Nephridium.

Fig. 27. Leuchtepithel aus dem Leuchtorgan der Hinterleibsnotopodien. *L.E*, Leuchtzellen; *P*, Peritonealepithel; *W.E*, Wimperzellen.

Fig. 28. Flächenschnitt des Epithels des Endes eines Hinterleibsnotopodiums. *d*, Zwischenzellen; *e.D*, eosinophile Drüsenzellen aus der Zone der Spinndrüsen; *L.D*, Leuchtdrüsenzelle.

Fig. 29. Querschnitt der Wand des Nephridiums. *K*, Concretionen; *n*, Nucleus der Excretionszellen; *S.Z*, Zwischenzelle.

Zur Kenntnis des Erregers der Maul- und Klauenseuche.

Von

Dr. Hch. Stauffacher.

Mit 46 Figuren im Text und Tafel XII und XIII.

I.

In seinen »Untersuchungen über Maul- und Klauenseuche, I. Mitteilung. Über die Bedeutung der v. Beteghschen Körperchen in der Aphthenlymphe« (Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. XLVII. 1914. Berlin, J. Springer) sagt E. Kallert auf S. 591 Folgendes:

»Bei der Suche nach dem Erreger der Maul- und Klauenseuche ging die überwiegende Mehrzahl der Forscher, die sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, von der gewiß berechtigten Annahme aus, daß der Erreger, wenn überhaupt, am leichtesten aus dem Inhalt der sogenannten Aphthen, die den Ansteckungsstoff der Maul- und Klauenseuche am konzentriertesten enthalten, mit Hilfe geeigneter bacteriologischer Methoden zur Darstellung gebracht werden könne . . .«

In dieser Bemerkung Kallerts erblicke ich zunächst eine Bestätigung der Behauptung auf S. 8 meiner ersten Abhandlung[1]: »Die Annahme, daß der Erreger der Maul- und Klauenseuche notwendigerweise ein Bacterium sein müsse, sei allmählich fast zur fixen Idee geworden.« — Ich begreife vollkommen, daß die Forscher in erster Linie die erprobten Methoden der Bacteriologie anwandten, um dem gefährlichen Parasiten beizukommen; aber die Tatsache, daß die andere Richtung, die Frage nach einer eventuellen protozoären Ursache der Krankheit ganz oder fast ganz vernachlässigt wurde, gibt doch zu denken. Ganz besonders erstaunen muß man über die Einseitigkeit der Versuche und über die Hartnäckigkeit, mit der man auf die bacteriellen Erfolge immer wieder hoffte, nachdem die Vertreter dieser Richtung selbst zugestanden hatten, daß zahllose Versuche, den Erreger nach Art der Bacterien zu züchten, resultatlos verlaufen seien[1].

---

[1] Dr. Heinrich Stauffacher, Der Erreger der Maul- und Klauenseuche. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. CXV. Heft 1. 1915. Leipzig, W. Engelmann.

Und anstatt nach diesen Erfahrungen der bisher vernachlässigten zoologischen Seite des Problems mehr Beachtung zu schenken, griff man — ich möchte fast sagen zu einem verzweifelten Mittel, um sich aus der Klemme zu befreien und zog eine Konsequenz, zu der nichts berechtigte und die, angesichts der Lehren, welche uns die Geschichte der Naturforschung erteilt, als im höchsten Grade bedauerlich bezeichnet werden muß: Die überwiegende Mehrzahl der Forscher hält auch weiterhin an der Bacteriumnatur des Erregers der Aphthenseuche fest, bezeichnet oder hält aber von nun an das Problem für unlösbar — nicht nur für sich, sondern auch für die Zukunft. »Ultravisibel« tönt es resigniert aus ihren Reihen und die Tatsache, daß das Virus der Maul- und Klauenseuche sogar durch Bacterienfilter hindurchzugehen vermag, sanktioniert gleichsam diesen Schritt, der vom pädagogischen Standpunkt aus noch mehr zu beklagen ist, wie vom wissenschaftlichen. Ignoramus — ergo ignorabimus! Ein gewaltiger Haufe von schweren Blöcken — es sind die Vorurteile, die man allmählich großgezogen — versperren von nun an die Passage zu dem ersehnten Ziel, und neben der Barrikade erhebt sich noch eine Verbottafel, auf der warnend steht: »ultravisibel«. Damit wird das Problem zum Noli me tangere und derjenige, der trotzdem versucht, durchzukommen, fällt dem allgemeinen Gespötte zum Opfer. — Nur ganz schüchtern und unverbindlich wagen einige die Möglichkeit ins Auge zu fassen, es könnte der Erreger in einer falschen Richtung gesucht worden sein.

Ein klassisches Analogon zu diesem Fall liefert uns die physikalische Chemie in ihrem Kapitel der Verflüssigung der Gase. Eine große Zahl luftförmiger Körper war den vereinten Anstrengungen der Physiker und Chemiker, sie zu kondensieren, bereits erlegen, als plötzlich einige Individuen anfingen, sich renitent zu verhalten und eigensinnig in ihrem alten Aggregatzustande verharrten. Alle Versuche, die Gase Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Grubengas, Stickoxyd und Kohlenoxyd zu verflüssigen, schlugen fehl. Selbst durch den ungeheuern Druck von annähernd 3000 Atmosphären gelang es NATTERER nicht, die Aufgabe zu lösen. Auch hier verzweifelten schließlich die Experimentatoren — und auch nicht bloß für ihre Person, sondern gleich auch für die Zukunft und zogen aus ihren mißglückten Versuchen den Schluß, daß das Problem überhaupt unlösbar sei. Und auch sie errichteten eine Warnungstafel, welche alle folgenden Generationen darauf aufmerksam machen sollte, daß es unnütz sei, sich ferner mit dieser Frage zu befassen. Auf der Verbottafel stand das Wörtchen: »permanent«.

---

[1] Robert Koch selbst hat vor dieser Einseitigkeit gewarnt. Seiner Schilderung der Methoden zum Nachweis und Studium der Bakterien fügt er nämlich die Mahnung bei, beim Aufsuchen von Krankheitserregern nicht nur auf Bakterien Jagd zu machen, sondern die Aufmerksamkeit auch auf andere geformte Elemente des Blutes und des Gewebes zu richten (Protozoen), und die seinen Arbeiten beigegebenen Photogramme verzeichnen neben Bacillen, Coccen und Schimmelpilzen auch Spirochäten und Trypanosomen.

Gesammelte Werke von Robert Koch, herausgegeben von Geh. San.-Rat Prof. Dr. J. Schwalbe.

Es war indes nicht unlösbar, jenes Problem der physikalischen Chemie. Die klassischen Untersuchungen von ANDREWS an der Kohlensäure zeigten, daß jedes Gas, ja selbst jeder Dampf »permanent« ist, wenn die Kondensationstechnik eine Bedingung außer acht läßt, eine Bedingung, die durchaus erfüllt sein muß, wenn eine Verflüssigung überhaupt Aussicht auf Erfolg haben soll. ANDREWS führte bekanntlich den Begriff »kritische Temperatur« in die Wissenschaft ein und bewies, daß selbst die sonst leicht kondensierbare Kohlensäure auf alle Fälle gasförmig bleibt, sofern ihre kritische Temperatur (+32° C) nicht unterschritten wird. Die obengenannten sechs Gase machten nur deshalb eine Ausnahme von der Regel, weil ihre kritischen Temperaturen tief liegen, so tief, daß die Technik eines FARADAY u. a. diese Luftarten nicht hätte bezwingen können, selbst wenn ihr die ausschlaggebende Bedeutung des kritischen Punktes bekannt gewesen wäre. Den Experimentatoren, die in die Fußstapfen von ANDREWS traten, mußte es daher vor allem darum zu tun sein, die kritischen Temperaturen der noch restierenden Gase zu erreichen und das gelang — wie allgemein bekannt sein sollte — gleichzeitig PICTET-Genf und CAILLETET-Paris beim Sauerstoff, weil dieser unter den »permanenten Gasen« die höchste kritische Temperatur (—118°) aufweist. Physik und Chemie haben sich das lehrreiche Beispiel für alle Zeiten gemerkt; sie haben die Verbottafel zwar entfernt, aber nicht verbrannt, sondern zu den Antiquitäten gestellt und holen sie von Zeit zu Zeit hervor zum warnenden Beispiel für alle diejenigen, die, falls ihre Mittel versagen, das Problem selbst für den Mißerfolg verantwortlich zu machen geneigt sind. Helium machte später bei seiner Kondensation ähnliche Schwierigkeiten, wie seinerzeit Sauerstoff usw.; aber niemandem wäre es mehr eingefallen, dieses Gas mit dem Attribut »permanent« zu schmücken.

Man sollte meinen, daß die übrigen naturwissenschaftlichen Disziplinen, nach solchen Erfahrungen ihrer »exakten« Schwestern, darauf verzichtet hätten, in der Folge ähnliche Verbottafeln aufzustellen. Das ist aber, wie wir gesehen, nicht der Fall gewesen und wir sind daher gezwungen, daraus den Schluß zu ziehen, daß die Geschichte der Naturforschung nicht allen Vertretern unserer Wissenschaft so bekannt ist, wie man es wohl wünschen möchte.

Die Warnungstafel mit der Aufschrift »ultravisibel« muß entfernt werden[1], geradeso, wie diejenige mit der Aufschrift »permanent« hat entfernt werden müssen. Denn es handelt sich in der mikroskopischen Technik nicht nur, ja nicht einmal in erster Linie um die Vergrößerung, welche die Objekte im Instrument erfahren, sondern vor allem um ihre optische Differenzierung. Diese optische Differenzierung verlangt von uns nicht selten ebenfalls die Erfüllung ganz bestimmter Bedingungen; sind die letzteren unbekannt, oder bleiben sie unberücksichtigt, so werden die Farbstoffe versagen und das mikroskopische Gesichtsfeld bleibt leer, trotzdem hier Gebilde vorhanden sein können, die eine relativ erhebliche Größe erreichen. — Wir wissen jetzt z. B. ganz genau, daß die Bausteine und Derivate des Protoplasten bestimmte chemische Affinitäten besitzen, daher eine ganz bestimmte chemische Reaktion aufweisen; diese Reaktion kann basisch, sauer oder neutral sein. Bei Paarlingen handelt es sich für uns zunächst natürlich bloß um die Gesamtreaktion der Verbindung; so bestehen beispielsweise die Nucleoproteïde aus zwei Komponenten, von denen die eine basisch, die andre sauer reagiert. Die Gesamtreaktion aber ist sauer, weil die sauren Eigenschaften der Phosphorsäure die basischen der vorhandenen Amido[2]-Gruppen übertönen. Daher müssen wir zur Färbung der Nucleïne basische Farbstoffe verwenden.

Es gab eine Zeit — und sie liegt noch gar nicht so weit zurück —, wo die Microtechnik dem Protoplasten, seinen Bausteinen und Derivaten gar keine Auswahl gestattete, sondern fast ausschließlich mit basischen Farbstoffen tingierte, als ob es keine andern Bedürfnisse gäbe. Erst die neueren sogenannten heterogenen Farbstoffgemische, welche sich auf die moderne Lösungstheorie stützen, ziehen alle Möglichkeiten in Betracht: das Vorhandensein von Ionen sowohl und die sich daraus ergebende Säure- und Basekapazität, wie die Existenz von Neutralteilchen. Es bleibt hierbei dem zu färbenden Objekt überlassen, nach seiner chemischen Eigenart freiwillig zwischen den verschiedenen Komponenten des Farbstoffgemisches auszulesen. Die Aufschlüsse, welche uns diese Variation der älteren Färbemethode nach einfachen chemischen Grundsätzen brachte, sind jetzt schon sehr wertvoll. — Nun kann aber ein Zellbestandteil oder ein primitiver Organismus als Ganzes z. B. neutral reagieren, ohne daß er neutrale Farbstoffe wirklich auch aufzunehmen vermag. Es ist ja leicht möglich, daß das zu tingierende Objekt das färbende Agens gar nicht eintreten läßt, weil gewisse Verhältnisse und Einrichtungen — Hüllen usw. — die Diffusion des Farbstoffes verhindern. Es müßten daher in solchen Fällen zuerst diejenigen Bedingungen erfüllt werden, welche das Hindernis beseitigen oder doch diffundibel machen (also wohl den osmotischen Druck erhöhen) und diese Bedingungen können in den verschiedenen Problemen ganz verschiedenartige sein. Ferner gibt es Fälle, wo die Anwendung eines bestimmten Hilfsmittels die Farbenempfindlichkeit eines Substrates direkt erhöht (»echte Beizen«).

---

[1] Zunächst wenigstens für das Problem »Maul- und Klauenseuche«. Aber ich kann mir vorstellen, daß auch andere, ja die andern »ultravisibeln« Erreger in den Bereich unsrer Mikroskope gezogen werden, sobald nur einmal eine Bresche in das Dogma von der Ultravisibilität dieser Dinge gelegt ist.

[2] Nach neueren Untersuchungen scheint es jedoch nicht wahrscheinlich, daß in der Proteïnmolekel End-NH_3OH- bzw. -NH_2- oder -COOH-Gruppen in der Mehrzahl der Fälle die hohe Säure- und Basekapazität der Proteïne bedingen, also bei der Vereinigung der letzteren mit anorganischen Basen und Säuren einbezogen werden; die aktiven Agentien bei dieser Verbindung sind eher -COH . N-Gruppen innerhalb der Proteïnmolekel (s. Robertson, T. B., Die physikalische Chemie der Proteïne. Dresden, Steinkopff, 1912. S. 21/22 und 46).

So konstatiert man bei der Färbung von Geweben, die das Virus der Maul- und Klauenseuche enthalten, sofort ein Hemmnis. Ich habe in meiner ersten Arbeit darauf hingewiesen, wie ungemein zahlreiche, während vieler Monate — Tag und Nacht — fortgesetzten Versuche es mir nicht ermöglichten, eine Differenzierung in die Präparate zu bringen, die als irgendwie brauchbar hätte bezeichnet werden können. Erst die Vorbehandlung mit einer »Beize«, nämlich mit verdünnter Säurefuchsinlösung gab schließlich dem Fuchsin-Methylenblau die Möglichkeit, mit jeder wünschbaren Deutlichkeit Formen zu demonstrieren, die vorher absolut unsichtbar blieben, nicht etwa ihrer Kleinheit wegen, sondern infolge mangelnder optischer Differenzierung. Die jetzt sichtbar werdenden Gebilde zeigen zum Teil derart charakteristische Formen, daß ich mich im höchsten Grade verwunderte, bei einem Kritiker den Verdacht, es könnten hier Farbstoffniederschläge vorliegen, ausgesprochen zu finden. Wir werden weiter unten wiederholt auf diesen Punkt zu sprechen kommen.

Das Fuchsin-Methylenblau scheint also dem chemischen Bedürfnis des hier vorliegenden Objektes zu entsprechen und ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Vorbehandlung mit verdünnter Säurefuchsinlösung eher dazu diente, seine Farbenempfindlichkeit zu erhöhen, wie die Diffusionsfähigkeit des Farbstoffes zu steigern. Ich stütze mich hierbei auf die Beobachtung, daß die gefärbten Gebilde eine intensiv schwarzblaue Tinktion zeigen, die ich mir ohne eine Steigerung der Farbenempfindlichkeit durch die Beize nicht erklären könnte. Auf solche und ähnliche Ursachen mag es vermutlich zurückzuführen sein, daß die filtrierbaren Virusarten, wie Lipschütz[1] gezeigt hat, ganz allgemein zu den schwer färbbaren Organismen zählen.

Hüten muß sich natürlich der Forscher davor, eine Methode, die in einem speziellen Falle Erfolg hatte, als universell ansprechen zu wollen; die verschiedenen Probleme, die wir färberisch zu bewältigen trachten, werden uns voraussichtlich zu Variationen des Farbstoffes und dann ganz besonders zu Variationen der Bedingungen zwingen, unter denen saure, basische oder neutrale Farbstoffe zur Anwendung kommen sollen. Die Feststellung solcher Bedingungen gehört wohl immer zu den schwierigsten und zeitraubendsten mikroskopischen Arbeiten und verlangt vom Forscher eingehende chemische und physikalische Kenntnisse, besonders auf dem Gebiet der Kolloide.

Aus dem Gesagten ergibt sich ohne weiteres, daß ein sicherer Schluß auf mikroskopische Unsichtbarkeit selbst dann nicht gezogen werden könnte, wenn alle bisher angewendeten Färbeverfahren versagen sollten.

Haben die Bacteriologen das alles wohl bedacht, bevor sie den Begriff »ultravisibel« in die Wissenschaft einführten? Wäre nicht die Nachricht von Lipschütz allein schon geeignet gewesen, die Forscher in dieser Beziehung zur äußersten Vorsicht zu mahnen? Weiß die Bacteriologie überhaupt, mit was für Zellsubstanzen sie es im Bacterienleib zu tun hat? Bis jetzt hat man sich, soviel ich weiß, ohne Erfolg bemüht, »Kernsubstanz«, also »Chromatin« nachzuweisen, während vermutlich in der Hauptsache Nucleolarmaterial vorliegt: Erythrophiles (fuchsinophiles) und cyanophiles Verhalten würden sonst schwerlich so nahe beieinander stehen, wie es bei den Bacterien der Fall ist.

Was berechtigte Löffler dazu, in der Sitzung des Deutschen Landwirtschaftsrates vom 11. Februar 1914 die Behauptung aufzustellen: »Die Quintessenz ist: Der Erreger ist . . . mit dem Mikroskop voraussichtlich auch nicht auffindbar«? — Ich glaube oben gezeigt zu haben, daß der Beweis für eine solche Behauptung gar nicht zu erbringen ist. Trotzdem hat das »ceterum censeo«, wie zu erwarten war, Eindruck gemacht. Und nicht nur bei denjenigen, die auf dem Gebiete der mikroskopischen Technik unerfahren sind; selbst in Fachkreisen nahm die Entmutigung derart überhand, daß man die Zahl der »ultravisibeln« Erreger resigniert wachsen ließ, bis sie sich schließlich dem halben Hundert näherte. Diese Situation in den Reihen der Mikroskopiker ist nur dadurch zu erklären, daß sich ihre Technik im allgemeinen noch immer zu wenig auf die durch die moderne Chemie und Physik gelegten, wissenschaftlich befestigten Fundamente stützt. — Ich wiederhole daher, was ich bereits in meiner ersten Abhandlung betont: Der Angriff von mikroskopischer Seite auf den Erreger der Maul- und Klauenseuche war so ungenügend vorbereitet, daß aus dem Mißerfolg keine irgendwie bindenden Schlüsse gezogen werden konnten.

---

[1] Lipschütz, Filtrierbare Infektionserreger. Kolle-Wassermann, Handbuch d. pathol. Mikroorganismen. 2. Aufl. Bd. VIII. S. 345.

Aber in dem eingangs erwähnten Zitat von KALLERT bemerken wir noch eine zweite wunde Stelle, die wir uns näher ansehen müssen: »Die Mehrzahl der Forscher . . . ging von der gewiß berechtigten Annahme aus, daß der Erreger, wenn überhaupt, am leichtesten aus dem Inhalt der sogenannten Aphthen . . . zur Darstellung gebracht werden könne . . .«

Diese Annahme scheint in der Tat auf den ersten Anblick selbstverständlich zu sein. Und doch ist sie es nur unter einer Bedingung: Falls der Erreger ein Bacterium ist; es ist eine conditio sine qua non! Nur unter jener Voraussetzung können wir zwischen dem Vielerlei des Beuleninhaltes »mit Hilfe geeigneter bacteriologischer Methoden« auslesen. Wie gestaltet sich nun aber unsre Lage, wenn kein Bacterium vorliegen sollte? Wer liest jetzt unter den Aphtheneinschlüssen aus? Das Mikroskop jedenfalls nicht. Denn selbst dann, wenn es uns gelingt, alles das, was in der Blase steckt, zu färben, wird es niemals möglich sein, mit Sicherheit auf diejenigen Gebilde zu zeigen, die wir für die Krankheit verantwortlich machen könnten. In der Lymphe aus Zungenblasen finden wir neben den Zerfallprodukten des Gewebes namentlich auch verschiedene Formen von Drüsengranula. Wenn wir sehen, welche Zerstörungen der Schmarotzer in der Zunge des infizierten Tieres anrichtet, so verwundern wir uns keinen Augenblick mehr darüber, wenn wir im Blaseninhalt ein Durcheinander der verschiedensten Dinge antreffen[1]; auf einem Schlachtfeld hat es noch nie reinlich ausgesehen.

---

[1] Klauenblasen zu erhalten glückte mir nur in ganz wenigen Fällen; meistens wurden die Blasen von dem Tier noch im letzten Moment vor der Schlachtung, nämlich beim Herausführen aus dem Stall, aufgedrückt.

Allerdings fallen dem geübten Mikroskopiker gar bald eigentümliche Formen auf, die mit Zerfallprodukten absolut nichts zu tun haben; selbst in der Lehre der Drüsengranula finden sie kein Analogon; vor der Proteusgestalt dieser Drüsengranula aber muß sich der Forscher — ich habe bereits in meiner ersten Arbeit darauf hingewiesen — ganz besonders in acht nehmen. Aber die Formen, die wir hier im Auge haben, sind selbst mit Drüsengranula nicht zu verwechseln und es regt sich — besonders wenn wir noch ihre Zahl berücksichtigen — in uns unwillkürlich der Verdacht, man habe es hier mit Individuen zu tun, die bei der Krankheit aktiv beteiligt sein könnten. Aber über diesen Verdacht hinaus kommen wir nicht. Darin stimme ich also mit Kallert überein, wenn er sagt: »Die Möglichkeit, daß unter den vielen gefärbten Gebilden in der Lymphe sich der Erreger der Maul- und Klauenseuche befindet, muß ebenso, wie bei der Dunkelfeldbeleuchtung zugegeben werden. Den Erreger der Maul- und Klauenseuche aus der Unmenge gefärbter Pünktchen herauszufinden, ist jedoch mangels morphologischer Unterschiede ebenfalls nicht möglich.«

Mit besonderer Genugtuung stelle ich ferner fest, daß Kallert, wie wir soeben gesehen, dem Dogma von der ultravisibeln Natur des Erregers der Maul- und Klauenseuche nicht unbedingt zustimmt, sondie Möglichkeit, der Schmarotzer könnte innerhalb der Sichtbarkeitsgrenze unsrer Mikroskope liegen, offen zugesteht.

Den gefärbten Inhaltsbestandteilen der Blase stand ich anfänglich noch skeptischer gegenüber, wie Kallert; denn Kallert hat zweifellos nicht alle Gebilde, die hier vorkommen, gesehen: die oben berührten, charakteristischen Formen notiert er in seiner Abhandlung nicht. Eines dieser Körperchen aus genuiner Lymphe von Zungenblasen habe ich in Fig. 26, Taf. XII photographiert. Sie bestehen aus einem rundlichen »Köpfchen«, das sich in meinen Farbstoffen intensiv blau färbt und einem bedeutend heller oder direkt rot tingierten Schwanzanhang[1] (Textfig. 1). Dieses Anhängsel ist nicht haarförmig, es ist also nicht etwa eine Geißel im gebräuchlichen Sinne des Wortes; der Fortsatz geht nicht unvermittelt aus dem Kügelchen hervor: Das »Köpfchen« verjüngt sich vielmehr in das Schwänzchen; dieses beginnt fast in der ganzen Breite des Köpfchens, läuft nach hinten spitz zu und kann gerade oder — was häufiger der Fall zu sein scheint — mehr oder weniger gekrümmt sein.

Fig. 1.

---

[1] Über diese Differenz in der Färbung werden wir weiter hinten Genaueres erfahren.

Das ganze Gebilde erinnert lebhaft an den Samenfaden eines Säugers und ich werde diese Form auch in Zukunft die spermoide nennen. — Sehr häufig sind diese Schwanzanhänge erst in Form kleiner Spitzchen an den Köpfchen bemerkbar oder sie fehlen ganz, so daß nur noch das »Köpfchen«, als größeres oder kleineres Kügelchen sichtbar, vorhanden ist. Diese rundlichen Körperchen überwiegen der Zahl nach weit; denn sie kommen in ungeheuren Mengen vor.

Jene Formen mit deutlich ausgebildeten Schwänzen kann der geübte Mikroskopiker unter Anwendung geeigneter Tinktionsmittel in der genuinen Lymphe häufig finden[1]; und diese Gebilde wird im Ernste wohl niemand für Zerfallprodukte von Zellen oder Kernen und ebensowenig für Drüsensekrete bzw. Drüsengranula halten und der Forscher, der unvoreingenommen an unser Problem herantritt, wird es sicherlich durchaus verständlich finden, wenn ich mich entschloß, die genannten Geschöpfe ganz besonders im Auge zu behalten. — Sie waren mir bereits bei der Abfassung der ersten Arbeit wohlbekannt und zwar nicht nur in der Lymphe, sondern zunächst im Backendrüsengewebe begegnet; man sehe sich die Textfig. 4, 5, 8, 8 *a*, 12, 14, 17, 18 und 19 an. Aber trotz der gewiß sehr auffälligen Erscheinung jener spermoiden Formen vermied ich es zunächst, über sie ein definitives Urteil zu fällen.

So konnte auch das, was v. Betegh in seinen mikroskopischen Präparaten sah, den bloßen Verdachtsmoment nicht überschreiten. v. Betegh (Beiträge zur Ätiologie der Maul- und Klauenseuche. Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LX. Originale. 1911) untersuchte[2] als erster die Lymphe im Dunkelfeld und daneben in gefärbten Ausstrichpräparaten. Bei Dunkelfeldbeleuchtung waren in der Aphthenlymphe massenhaft kleine, stark lichtbrechende, runde Körperchen sichtbar, die sich sehr lebhaft bewegten. Diese Gebilde fanden sich nicht nur im flüssigen Inhalt der Aphthen vor, sondern auch in weißen Blutkörperchen eingeschlossen, die aufgequollen und mit den lebhaft durcheinander schwirrenden, kleinen lichtbrechenden Körperchen vollgepfropft erschienen.

In dünnen Ausstrichen aus Aphthenlymphe, die mit Giemsalösung gefärbt und mit Tanninlösung differenziert worden war, hat v. Betegh ähnliche kleine, rundliche oder ovoide Körperchen gefunden, die im Gesichtsfeld diffus verstreut oder häufig im Kerne von Leucocyten lagen ... Häufig konnte v. Betegh in gefärbten Lymphausstrichen Gebilde beobachten, die einen kleinen Fortsatz oder eine Geißel trugen. Auch diplococcenähnliche Formen waren zu sehen, die v. Betegh als Teilungsfiguren ansprach. Die kleinsten Körperchen hatten etwa 0,25—0,3 μ, die größten bis 1 μ Durchmesser. Aus dem Vorkommen kleinster Formen in Leucocytenkernen hat v. Betegh geschlossen, daß im Kern der weißen Blutkörperchen die Entwicklung der fraglichen Gebilde vor sich gehe ...

---

[1] Auch nach Giemsa kann man sie sichtbar machen.

[2] Zitiert nach Kallert, loc. cit.

Vergleicht man die von v. Betegh beschriebenen Formen mit den von mir gefundenen, so wird man eine auffallende Übereinstimmung zwischen ihnen nicht leugnen können. Allerdings spricht v. Betegh von geißeltragenden Individuen, während diejenigen, die ich sehe, an Stelle der Geißeln Schwänze besitzen. Dennoch glaube ich, daß es dieselben Geschöpfe sind, die wir beschreiben. Möglicherweise unterscheidet v. Betegh gar nicht zwischen Geißel und Schwanz[1] oder er übersieht bei der Kleinheit der Gebilde diese Differenz; tatsächlich sind ja auch die Schwänze der kleinsten Formen so dünn, daß man sie für Geißeln halten könnte.

Auch die diplococcenartigen Gebilde v. Beteghs passen ganz gut zu den von mir beschriebenen Kleinwesen. In der ersten Arbeit habe ich darauf hingewiesen (s. S. 17/18), daß man in den Backendrüsen häufig zwei oder mehr Kügelchen aneinander hängend finde. »Auch der Fall ist nicht selten, wo an einem größeren Kügelchen, wie eine Knospe, ein kleineres hängt. Gelegentlich ist das Knöspchen durch ein kürzeres oder längeres Verbindungsstück in Form einer sehr feinen Linie mit dem größeren Kügelchen verbunden.« Solche Bilder, wie sie uns die Textfig. 2 der ersten Arbeit (besonders die zweite Abbildung) demonstriert, habe ich in mikroskopischen Präparaten aus der Lymphe häufig genug gesehen und wenn hier das zweite, vorläufig noch kleinere Kügelchen die Größe des andern erreicht, so entstehen in der Tat Bildungen, die uns an Diplococcen erinnern.

Endlich sind auch die Dimensionen der v. Beteghschen Körperchen derart, daß sie einen Vergleich mit meinen Formen sehr wohl aushalten. Die obere Grenze ist in beiden Fällen dieselbe (etwa 1 μ); in der unteren Grenze unterschreiten die von mir beschriebenen Wesen häufig die v. Beteghschen Gebilde; aber da ich das Messen der kleinsten Individuen — wie in der ersten Arbeit schon betont wurde — nur schätzungsweise vornehmen konnte (vermutlich erging es v. Betegh nicht besser), so spielt diese Differenz keine besondere Rolle. — Auch ich habe die obenerwähnten Ketten aus zwei und mehr Kügelchen bestehend, seinerzeit als Vermehrungsstadien angesprochen (s. S. 18 der ersten Arbeit), wie v. Betegh seine diplococcenartigen Gebilde.

---

[1] In diesem Falle könnte ich allerdings v. Betegh keineswegs beipflichten. Wir müssen in solchen Dingen durchaus konsequent sein, sonst schaffen wir leicht Verwirrung. Welche unglaublichen Mystifikationen ermöglicht werden, wenn wir ganz heterogene Elemente mit demselben Wort bezeichnen, ersehen wir weiter hinten aus der Kritik Knuths, die unbedenklich gegeißelte und geschwänzte Individuen als identisch bezeichnet. - Übrigens habe ich noch nie gehört, daß man die Schwänze der Spermatozoiden auch etwa Geißeln genannt hätte.

In einem Punkt allerdings kann ich die Beobachtungen v. Beteghs nicht bestätigen. Es betrifft das die Rolle, die v. Betegh den weißen Blutkörperchen zuschreibt. Merkwürdigerweise finde ich nämlich die Leucocyten in meinen Präparaten relativ selten und wo sie doch vorkommen, da sind es mononucleäre, nicht aber polymorphkernige Zellen. Ich habe allerdings, wie in der ersten Arbeit gemeldet wird, einige Male in der Lymphe polymorphkernige (worunter eosinophile) Leucocyten angetroffen; aber die aus diesen Aphthen erzeugten Kulturen erwiesen sich in allen Fällen als verunreinigt, so daß ich annehmen muß, die Anwesenheit solcher Blutkörperchen sei Anzeichen bzw. die Folge einer Sekundärinfektion. Die Abwesenheit der Leucocyten (speziell der polymorphkernigen) in meinen Präparaten kann ich mir vorläufig nicht erklären. Es fällt mir auch auf, daß in der Literatur über Maul- und Klauenseuche dieser Punkt nirgends besondere Erwähnung findet; dagegen teilte mir Herr Prof. Zschokke-Zürich seinerzeit mit, daß ihm diese Erscheinung früher auch schon aufgefallen sei. — Da wo mononucleäre Leucocyten im infizierten Blut angetroffen wurden, bargen sie auch regelmäßig den Schmarotzer; aber es schien mir, als ob sich dieser auch hier (wie in den Erythrocyten) mehr in den Randpartien der Zelle aufhalte, wie im Kernraum. Daß der Kern der Leucocyten bei der Entwicklung des Erregers der Maul- und Klauenseuche eine besondere Rolle spiele, halte ich für ausgeschlossen.

Die Beobachtungen v. Beteghs sind für mich sehr interessant; denn ich kann mich, wie gesagt, des Eindruckes nicht erwehren, daß das, was dieser Forscher unter den Händen hatte, identisch ist mit dem, was ich selbst gesehen und damit identisch mit dem, was ich nachher in der Nicolleschen Nährflüssigkeit züchtete. — Warum kommt v. Betegh nicht weiter? Weil sich aus dem vorliegenden Material kein Schluß ziehen läßt auf die wahre Natur und Stellung jener Dinge; es eröffnet sich uns keine Perspektive, wie wir diesen Individuen zum freien Dasein verhelfen könnten, wir vermissen jede Analogie, welche etwa die Richtlinien unsres Handelns bestimmen könnten. Hätte sich irgendwie Gelegenheit geboten, den Beweisweg für die Erregernatur seiner Körperchen anzutreten: v. Betegh hätte sich dieselbe sicher nicht entgehen lassen. Die mikroskopische Untersuchung der Lymphe allein genügt eben nicht und der mikroskopische Angriff auf den Aphtheninhalt mußte scheitern genau so, wie alle bacteriologischen Angriffe gescheitert sind. — Nicht nur die Methode, auf die man so felsenfest baute, war verfehlt; auch die Wahl des Ortes, wo man den Erreger am sichersten glaubte treffen zu können, muß als eine unglückliche bezeichnet werden.

Selbst dann, wenn wir mikroskopisch noch einen Schritt weiterkommen, bessern sich die Aussichten auf das ersehnte Ziel nicht wesentlich.

In meiner ersten Arbeit über Maul- und Klauenseuche habe ich darauf hingewiesen, daß ich mir Mühe gegeben, den Schmarotzer mikroskopisch nicht nur in der Lymphe, sondern auch in den Geweben des kranken Tieres nachzuweisen. Maßgebend bzw. wegleitend war für mich hierbei das histologische Bild, welches das befallene Gewebe zeigt, und das dem Mikroskopiker sofort auffällt, sobald er die Stellen, an denen der Parasit vermutet werden muß, beim infizierten Tier mikroskopisch abzutasten beginnt. — Als geeignet erwiesen sich in dieser Beziehung — wenigstens soweit ich bis jetzt sehen konnte — die Backendrüsen der Unterkiefer. Es war nicht der erste Griff, den ich mikroskopisch machte; mein Blick fiel erst im weiteren Verlauf der Untersuchung auf dieses Gewebe. Aber auch hier wiederhole ich: Hätte ich damals besser überlegt, so würde ich wohl von Anfang an den Backendrüsen meine Aufmerksamkeit zugewendet haben; denn wenn das Maul des Tieres die Haupteingangspforte für den Erreger ist — und daran ist wohl nicht zu zweifeln[1] —, so muß es dem Schmarotzer besonders leicht fallen, durch die vielen Poren den Weg aus der Maulhöhle in die Backendrüsen zu finden, besonders wenn wir sehen, wie eine große Zahl von Parasiten bereits in der Lymphe mit kompletten Bewegungsorganen ausgestattet ist (vgl. S. 518), die sofort in Aktion treten können, sobald das geeignete Milieu vorhanden ist[2].

---

[1] Auch Klein (s. S. 14) sagt: »Wohl in den allerseltensten Fällen findet man Primäraffektionen am Euter, After oder an den Lidhäuten.« Dagegen überschätzt er, meiner Meinung nach, die Klauenspalte in ihrer Bedeutung als Eingangspforte für den Schmarotzer.

[2] Wie man in Kreisen, die meinen Forschungen wirklich objektiv gegenüberstehen, gerade über diesen Punkt denkt, zeigt eine Zuschrift von Herrn Prof. Dr. Kolle-Bern, in welcher dieser Forscher sagt: »Ihre Idee, die Parasiten in der Backendrüse aufzusuchen, hat mir außerordentlich gefallen.«

Ich verweise hier ferner auf folgende Literatur:

a) Cochran, S., The superficial lymph-nodes as a source of Leishmania

Wir dürfen jedoch keinen Augenblick vergessen, daß der Schmarotzer auch noch in andern Organen des infizierten Tierkörpers, wo ich ihn bis jetzt aus Mangel an Zeit noch nicht habe suchen können, heimisch ist; zweifellos spielt bei der Infektion der Darmtractus eine bedeuttungsvolle Rolle; denn bei einer großen Zahl der von Bezirkstierarzt GUBLER und mir untersuchten (notgeschlachteten) Tieren zeigten die Wanstnähte Narben geplatzter Blasen in großer Zahl und von relativ gewaltiger Größe. So sagt auch SCHELLENBERG[1]: Im Interesse einer sicheren Tilgung der Seuche müsse gefordert werden, daß der fast in allen Fällen ergriffene Magendarmkanal, sowie Klauen und Lungen geschlachteter, an Maul- und Klauenseuche erkrankter Tiere total vernichtet werden. — HÜRLIMANN[2] berichtet über eine sehr schwere Form der Maul- und Klauenseuche, die er 1910 in Oberitalien beobachtete. In den tödlich verlaufenen Fällen fand sich keine äußere Lokalisation der Aphthen; dagegen waren stets große Epitheldefekte im Labmagen und Zwölffingerdarm, riesige Auftreibung der Gallenblase, Alteration der Herzmuskulatur[3], sowie Erguß

---

for diagnosis in cases of kala-azar. (Journ. of trop. Med. and Hyg. 1912. No. 1. S. 9.)

»Für die Diagnose der Kala-Azar wird die Drüsenpunktion empfohlen, die dem Verf. sicherere Resultate gab, als Leber- und Milzpunktion . . . Die Parasiten fanden sich zum Teil sehr zahlreich in Ausstrichen und auch in Schnitten von exzidierten Drüsen.« (Ref. in Centralblatt f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIV. Referate. 1912. S. 500.)

b) GONDER, R., Über die Entwicklung von Piroplasma parvum in den Organen von küstenfieberkranken Rindern. (Berl. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 26. 1910. S. 537.)

. . . »Da, wo es beim Ostküstenfieber nur zu einer Reaktion (Fieber) kommt, ohne daß sich Parasiten im Blute zeigen, wird die Diagnose aus einer Drüsen- oder Milzpunktionssaft-Untersuchung unfehlbar das Richtige ergeben . . . Bei den Untersuchungen sind die beiden großen Bugdrüsen am geeignetsten.«

c) BATTAGLIA, M., Einige Untersuchungen über das Trypanosoma Nagana (Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Originale. 1910. S. 113).

. . . »Bei allen infizierten Tieren waren die Leisten-, Schenkel-, Hals- und Unterkieferdrüsen angeschwollen, und zwar so stark, daß man sie abtasten konnte. — Bei Hunden ist die Anschwellung der Unterkieferdrüsen so stark, daß sie den Tieren ein ganz charakteristisches Aussehen verleiht, welches fast als ein pathognomonisches Symptom der Nagana-Trypanosomiasis gelten könnte . . .«

[1] SCHELLENBERG, K., Die Fleischbeschau bei Blasenseuche. (Schweiz. Arch. f. Tierheilk. Bd. LV. 1913. S. 25.)

[2] HÜRLIMANN, Einige Beobachtungen bei der Blasenseuche. (Schweiz. Arch. f. Tierheilk. Bd. LVI. 1914. S. 293.)

[3] S. meine erste Arbeit S. 30 und 31.

in den Herzbeutel vorhanden. Nach FRIEDBERGER und FRÖHNER[1] haben Versuche mit Virus enthaltenden Gelatinekapseln dargetan, daß auch vom Magen und Darm aus eine Infektion möglich ist. Es sollen sogar erwachsene Tiere an der Aphthenseuche eingegangen sein, die nur an Magen und Darm Krankheitserscheinungen hatten. Dazu bemerkt KLEIN[2]: »Diese Tatsache ist bei Kälbern ja häufig, bei erwachsenen Tieren aber selten. Der Magen und Darm scheint mit zunehmendem Alter größere Widerstandsfähigkeit gegen die Krankheit zu gewinnen, ist folglich gegen Ansteckung auch mehr geschützt. Es bleiben also Maul und Klauen die am meisten gefährdeten Körperstellen.« – Aus dem oben Gesagten müssen wir folgern, daß die von KLEIN vermutete Widerstandsfähigkeit des Magen- und Darmkanals selbst bei älteren Tieren nicht besteht; der Streit könnte sich höchstens noch darum drehen, ob die Magen- und Darmwand von außen oder von innen (Blut) den Angriffen des Schmarotzers besonders ausgesetzt sei. Es ist dieselbe Frage, die wir auch bei den Klauenaffektionen stellen müssen[3]. Auch in der Milz werden wir dem Schmarotzer noch besser nachspüren müssen. —

In den Backendrüsen verseuchter Tiere ließen sich nun nach meiner Methode außerordentlich viele Gebilde färben, die in den gesunden Backendrüsen fehlen und nach andern Färbeverfahren nicht oder nur zum Teil sichtbar gemacht werden konnten. Aber ob diese Dinge die Wirkung des eingedrungenen (unsichtbaren) Erregers, oder ob sie die Ursache der auffallenden Veränderung des Gewebes sind, läßt sich noch nicht entscheiden. Möglicherweise liegt hier sogar beides durcheinander, Ursache und Wirkung.

Auf alle Fälle werden wir Produkte der Drüsentätigkeit, Sekrete, Drüsengranula u. dgl. zu erwarten haben und in der Tat sind auch die letzteren nicht selten; unter ihnen fallen besonders die »Halbmond körperchen« in die Augen. Nun kennen wir ja bereits eine Methode, welche die allerverschiedensten Dinge zu färben und optisch scharf hervorzuheben vermag: das HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylin-Verfahren. Gerade die Lehre von den Drüsengranula bedient sich zur

---

[1] Lehrbuch der spez. Pathologie und Therapie. 6. Aufl. Bd. II. S. 566. S. auch: Berl. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 30. 1914. Nr. 1. S. 3.

[2] KLEIN, H., Trier, Versuch einer prophylaktischen Anwendung des Pyoktanins bei Maul- und Klauenseuche. (Berl. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 1911. S. 645.)

[3] Nach meiner Überzeugung sind alle diese Blasen hämatogenen Ursprungs.

Sichtbarmachung dieser Körperchen mit Vorliebe der Heidenhainschen Methode. Unter den vielen Versuchen, die ich anstellte, um das Gewebe der Backendrüsen von an Maul- und Klauenseuche erkrankten Tieren zu färben, figurierte daher als einer der ersten die Anwendung der Methodik Heidenhains. Aber mit den gewonnenen Resultaten ließ sich nichts anfangen; nirgends trat etwas, das man ernstlich hätte verdächtigen können, in den Gesichtskreis und erst nachdem ich nach langen Bemühungen ein eigenes Verfahren zur Anwendung brachte, zeigte es sich, daß die Präparate mit den von mir vorgeschlagenen Farbstoffen behandelt, ein ganz anderes Aussehen hatten, wie nach der Methode Heidenhains. Ich prüfte nunmehr die Sachlage genauer und verfuhr hierbei folgendermaßen: Es wurde eine lückenlose Schnittserie ausgewählt und die Präparate wurden abwechselnd nach Heidenhains und nach meiner Methode gefärbt, also:

Objektträger 1 nach meiner Methode,
Objektträger 2 nach Heidenhains Methode,
Objektträger 3 nach meiner Methode usf.

Die Schnitte enthielten auch ein prachtvolles Blutgefäß im Querschnitt, voll von Erythrocyten, das sich durch sämtliche Objektträger (20) hindurchzog.

Objektträger 1 enthielt die Formen die schon längst meinen Verdacht auf sich gezogen, partienweise in großer Zahl; Teile des Gewebes waren noch fast ganz frei davon, dagegen fanden sie sich wieder in den roten Blutkörperchen (nebst Blutgefäßwand und angrenzenden Gewebspartien). – Objektträger 3 zeigte genau dasselbe Bild wie Objektträger 1: Dieselben Partien waren auch hier behaftet mit den auffallenden Körperchen (Kügelchen mit und ohne Spitzchen oder Schwänzchen); ebenso steckten sie in den Erythrocyten.

Objektträger 2 dagegen sah ganz anders aus, trotzdem er die Schnitte enthielt, die zwischen denjenigen der Objektträger 1 und 3 lagen. Wohl bemerkte man in den Gewebspartien des Objektträgers 2 da und dort kleinere und größere Ansammlungen und Reihen von Sekretkügelchen bzw. -tröpfchen, die da und dort auch größere oder kleinere Klumpen bildeten; wohl kamen Drüsengranula (Halbmondkörperchen usw.) mit wünschbarer Deutlichkeit in Sicht: Die Körperchen dagegen, welche in den Schnitten der Objektträger 1 und 3 meine besondere Aufmerksamkeit erweckten, waren hier nicht differenziert. Völlig einwandfrei ließ sich das in den Blutgefäßquerschnitten nachweisen. Während, wie oben betont, die Erythrocyten der unmittelbar vorausgehenden und unmittelbar nachfolgenden Schnitte jene Gebilde enthielten, blieben die Blutkörperchen, nach der HEIDENHAINschen Methode behandelt, leer. — Das Verfahren nach HEIDENHAIN vermag also die von mir als verdächtig bezeichneten Gebilde nicht sichtbar zu machen und wenn KALLERT[1] »Körperchen von verschiedener Größe, die einzeln oder zu zweien in helleren Zonen liegen«, nach HEIDENHAIN gefärbt hat, so entsprechen diese den von mir beschriebenen Dingen nicht.

Die Konsequenz, die ich aus diesen Beobachtungen ziehe, dürfte allgemein angenommen werden: Der Verdacht, daß die durch die HEIDENHAINsche Methode nicht differenzierbaren, durch mein Verfahren dagegen in großer Schärfe darstellbaren Gebilde in den Backendrüsen verseuchter Tiere nicht Sekrete, Drüsengranula oder Zerfallprodukte des Gewebes sein können, wird in uns befestigt. Dagegen braucht — ich wiederhole das hier ausdrücklich — von der selbständigen Natur jener Gebilde auch jetzt noch niemand endgültig überzeugt zu sein.

Auch die auffallende Beteiligung der Kerne bei den in meiner ersten Arbeit geschilderten Vorgängen in den Backendrüsen infizierter Tiere und das damit Hand in Hand gehende Verblassen und Verschwinden der Nucleï hat keine entscheidende Bedeutung; denn es ist nicht etwas prinzipiell Neues im Bereiche der Drüsen. Selbst bei Drüsenvorgängen im nicht infizierten Gewebe kann der Kern gelegentlich nicht nur indirekt, sondern auch direkt am Drüsenakt beteiligt sein. Es kann sogar vorkommen, daß die ganze Kernmasse in Sekretprodukte verwandelt wird, die geformt oder in gelöstem Zustande den Nucleus verlassen können. Daß sich hierbei der Chemismus des Zellkerns ändern kann, liegt auf der Hand; auch in solchen Fällen kann HEIDENHAINS Methode völlig versagen. Anderseits wollen wir aber auch nicht unterlassen, mit Nachdruck hervorzuheben, daß das Bild, welches das Backendrüsengewebe bei Maul- und Klauenseuche zeigt, nirgends in den Rahmen der Drüsenvorgänge paßt, die wir bis jetzt zu sehen gewohnt waren, besonders wenn wir uns noch an die ausgesprochene Oxyphilie des Gewebes in den Anfangsstadien der Veränderung und daran erinnern, daß die Grenze zwischen den noch intakten und den bereits veränderten Partien eine ziemlich scharfe ist.

Wir sind bei der mikroskopischen Prüfung des Backendrüsengewebes tatsächlich um einen Schritt vorwärts gekommen. Das Wesentliche an diesem Fortschritt besteht darin, daß wir hier dieselben Formen auffinden konnten, die wir bereits in der Lymphe als höchst verdächtig bezeichnen mußten; es sind zunächst die Gebilde, welche aus einem mehr oder weniger kugligen Köpfchen und einem Schwanz bestehen. Da die andern, zahlreicheren, kleineren und ebenfalls rundlichen Körperchen, die an Stelle des Schwanzanhanges nur ein Spitzchen tragen oder gar keinen Fortsatz aufweisen, ebenso die mehr stäbchenförmigen, geraden oder gebogenen Formen dieselben färberischen, also chemischen Bedürfnisse haben, wie die geschwänzten, werden wir auch sie in den Verdacht, zu den Ursachen der Maul- und Klauenseuche zu gehören, mit einbeziehen.

---

[1] KALLERT, E., Untersuchungen über Maul- und Klauenseuche. II. Mitteil. Beiträge zur Histogenese und Histologie der Maul- und Klauenseucheblase usw. In: Arbeit. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt. Bd. XLVII. 1914. Berlin, J. Springer.

Aber über diesen bloßen Verdacht, er mag noch so begründet sein, kommen wir auch jetzt nicht hinaus. Die Provenienz der bezeichneten, tatsächlich sehr verdächtigen Gebilde bleibt nach wie vor unentschieden und was noch mehr ins Gewicht fällt: Wir sind in der Wahl der Mittel zur weiteren Verfolgung unsres Zieles genau so ratlos, wie zuvor.

Von entscheidender Bedeutung wird erst die mikroskopische Untersuchung des Blutes[1] verseuchter Tiere, wobei allerdings nicht außer acht gelassen werden darf, daß nicht jedes Krankheitsstadium die gleichen schönen und klaren Bilder liefert. — Siegel[2] sagt: »Es gehört zu den bekannten Tatsachen, daß die Erreger der akuten ansteckenden Krankheiten nicht während der ganzen Dauer der Krankheit in größerer Menge im Blute gefunden werden, sondern sich dort besonders im Zeitpunkte des Aufstieges, im Stadium incrementi, aufhalten. Diese Erfahrungen hat man z. B. bei Typhus, Rotlauf, Nagana, bei Milzbrand,

---

[1] Ähnlich ging, wie ich nachträglich konstatieren konnte, auch Gonder bei der Untersuchung küstenfieberkranker Rinder vor. (Gonder, R., Über die Entwicklung von Piroplasma parvum in den Organen von küstenfieberkranken Rindern. Berl. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 26. 1910. S. 537.)

Auch bei dieser Krankheit standen sich bis jetzt zwei Ansichten schroff gegenüber:

Die eine, welche besagt, daß das Ostküstenfieber einen invisibeln Erreger hat und

die andre, welche *Piroplasma parvum* für den Erreger hält.

Gonder sagt nun: »... Hat man ostküstenfieberkranke Rinder neben Rindern, die nur mit *Piroplasma mutans* infiziert sind, und führt ebengenannte Untersuchungen (tägliche Blutuntersuchungen neben Drüsen- und Milzpunktionen) systematisch nebeneinander aus, so wird niemand mehr über den Erreger des Ostküstenfiebers im Zweifel sein.«

[2] Siegel, J., Neue Untersuchungen über die Ätiologie der Maul- und Klauenseuche. Berl. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. XXVII. 1911. Nr. 50.

Pocken usw. gemacht, indem man entweder in diesem Stadium die Erreger besonders leicht sehen oder züchten oder, wo der Erreger noch nicht sicher nachgewiesen war, mit dem Blute besonders leicht und regelmäßig Infektionen erzielen konnte ...« Auch ich machte die Beobachtung, daß meine besten Blutpräparate von Tieren im Fieberstadium stammen; der akute Verlauf der Krankheit macht die Differenz der mikroskopischen Bilder bei der Blutuntersuchung wohl ohne weiteres verständlich. — In den Hunderten von Notschlachtungen, denen ich bis jetzt beiwohnte, gelang es mir wiederholt, Untersuchungsmaterial im geeigneten Stadium zu finden[1].

Daß der Erreger der Aphthenseuche, trotzdem er eigentlich ein Gewebsparasit, speziell ein Zell- (Kern-) Schmarotzer ist, zeitweise im Blute der befallenen Tiere kreist, dürfte jetzt ernstlich nicht mehr in Frage stehen. Mit diesem Punkte befaßten sich in der neuesten Zeit auch Cosco und Aguzzi. Dem Referat[1] über die Untersuchungen dieser Forscher entnehme ich folgendes: ». . . Nach den bisherigen Annahmen haftet das Seuchengift vorwiegend an den Produkten der Lokalaffektionen, an dem Inhalte der Blasen; ob es dagegen im kreisenden Blute enthalten sei, ist noch nicht ganz einwandfrei abgeklärt. Nach den jetzt geläufigen Anschauungen kann das Gift mit dem Futter und dem Trinkwasser in den Verdauungsschlauch eindringen, von wo aus es dann in die Blutbahn gelangt und durch die Vermittlung des Blutstromes in die zur Entwicklung des Ausschlages prädisponierten Gewebe verschleppt wird. Diese Tatsache führt zur Annahme, daß die krankheitserregende Ursache der Blasenseuche auch im Blute vorhanden sein müsse. Die eingehenden Studien von Cosco und Aguzzi haben zu nachstehenden Befunden geführt:

---

[1] Die Schlachtungen wurden jeweils von Bern aus angeordnet und trotzdem man dort über meine Bemühungen zur Feststellung des Erregers genau orientiert war, nahm man nicht die allergeringste Rücksicht auf meine Bedürfnisse. Mit Leichtigkeit hätte ich mir zuzeiten wertvollstes Untersuchungs- und Züchtungsmaterial sichern können, wenn mir nicht Schwierigkeiten über Schwierigkeiten in den Weg gelegt worden wären.

Das schweizerische Veterinäramt, das ich nun doch zu nennen gezwungen bin, soll sich nicht etwa hinter die Ausrede verstecken, es hätte die Schlachtungen im Interesse einer Eindämmung der Verschleppungsgefahr mir gegenüber so rücksichtslos befohlen; denn allzuoft war mein Gang in das Seuchengebiet nicht etwa deshalb umsonst, weil die Schlachtungen zu früh, sondern deshalb, weil sie im Gegenteil zu spät, oft viel zu spät angesetzt waren. Ich gebe zu, daß die Meldung von verdächtigen Symptomen durch den Besitzer beim Bezirkstierarzt nicht selten verspätet eintraf — diese Fälle mögen für meine Anklage außer Betracht fallen; ich gebe ferner zu, daß es dem thurgauischen Viehseuchenkommissär noch nähergelegen wäre, die genauen, meinen wissenschaftlichen Bedürfnissen entsprechenden Dispositionen zu treffen: Aber auch von dieser Seite versagte die Unterstützung gänzlich. Ich mußte mich also bei jeder einzelnen Schlachtung mit dem Zufall begnügen, was für mich einen gewaltigen Zeitverlust bedingte.

Dankbar muß ich dagegen auch hier wieder gedenken der Förderung meiner Tätigkeit durch die thurgauische Regierung, speziell durch das Landwirtschaftsdepartement; selbst der thurgauische Große Rat versäumte nicht, sich um meine Forschungen zu bekümmern und mir seine Sympathien zu bezeugen; ich weiß ihm großen Dank dafür. — Herr Bezirkstierarzt Gubler blieb in unwandelbarer Treue an meiner Seite, und mit besonderem Wohlwollen kam mir auch Herr Sutter-Keller, Fabrikant in Oberhofen-Münchwilen, entgegen.

Von den Bezirkstierärzten, die mir nachträglich in verdankenswerter Weise Meldung über Seuchenfälle zukommen ließen, nenne ich Herrn Dr. Gsell in Romanshorn.

1. Das Blut seuchenkranker Tiere besitzt während des Fieberstadiums der Krankheit die gleiche Virulenz wie die Produkte der Krankheit selber.

2. Sowohl die roten Blutkörperchen als auch das Blutserum kranker Tiere sind, jedes für sich allein eingeimpft, virulent.

3. Das defibrinierte Blut kranker Tiere bleibt, in der Kälte aufbewahrt, einen Monat lang ansteckungsfähig. Die Virulenz der roten Blutkörperchen solchen Blutes behält seine Giftigkeit länger als das Blutserum.

4. Die vollständig gereinigten Blutkörperchen erzeugen, unter die Haut von Rindern eingeimpft, schon in der Dosis von 1 ccm die Krankheit. Die nämliche Wirkung ruft auch die gleiche Menge Serum hervor.

5. Die künstliche Übertragung des Seuchengiftes kann mit der gleichen Leichtigkeit und Wirkung sowohl mit dem Blute, entnommen während des Fieberstadiums, als mit dem Produkte der Krankheit selber geschehen.« —

Da mir die Arbeit von Cosco und Aguzzi im Original nicht vorliegt, kann ich nicht wissen, ob diese Forscher meine Untersuchungen über Maul- und Klauenseuche gekannt haben oder nicht. Aus den Schlußsätzen ihrer Publikation läßt sich aber mit ziemlicher Sicherheit folgern, daß dies nicht der Fall war, was ja bei der gegenwärtigen Lage in Europa nicht in Erstaunen versetzen könnte. Ich darf aber, im Interesse der Sache, nicht versäumen, auf meine erste Arbeit (1915) hinzuweisen, in welcher die prinzipielle, entscheidende Bedeutung der Blutuntersuchung bei Maul- und Klauenseuche mit allem Nachdruck hervorgehoben und gezeigt wurde, daß der Erreger der Aphthenseuche sowohl in und an den Blutkörperchen wie in der Blutflüssigkeit vorkommt (S. 24—33 und S. 55). Die interessanten Experimente von COSCO und AGUZZI bestätigen daher meine eigenen Untersuchungen[1]. Hier möchte ich ferner auf die Publikation von BERGMANN[2] aufmerksam machen, in der mitgeteilt wird, daß ein mit dem Herzblut eines (an Maul- und Klauenseuche) verendeten Ferkels geimpftes Kalb an typischer Maul- und Klauenseuche erkrankte.

---

[1] Cosco und Aguzzi, Die Virulenz des Blutes blasenseuchekranker Tiere. (Clinica Vet. No. 6. 1916. p. 193.) Referat in: Schweizer Archiv f. Tierheilk. Bd. LVIII. 10. Heft. 1916.

Die Blutpräparate haben in einer Beziehung einen großen Vorteil vor den Gewebspräparaten aus den Backendrüsen: Die Drüsensekrete können ihren störenden Einfluß nicht mehr geltend machen. Wenn auch, wie oben hervorgehoben wurde, das HEIDENHAINsche Verfahren so wenig wie die andern bis jetzt benutzten Tinktionen die uns verdächtig erscheinenden Körperchen in den Backendrüsen zu differenzieren vermochten, so konnte anderseits doch auch nicht vermieden werden, daß nach meiner Methode neben jenen Gebilden auch die Produkte der Drüsentätigkeit (Drüsengranula usw.) mitgefärbt wurden. Dem gewandten Mikroskopiker wird zwar diese mögliche Untermischung keine unüberwindlichen Schwierigkeiten bereiten; es dürfte aber auch für ihn von Vorteil sein, Präparate in die Hände zu bekommen, in welchen selbst die Möglichkeit einer solchen Verwechslung ausgeschaltet ist. — Und nun schaue man sich einmal etwas in den beigegebenen zwei Tafeln um. Sie enthalten in den Fig. 1—25 (Taf. XII) und 29—33 (Taf. XIII) photographische Aufnahmen[3] von Erythrocyten, welche den Blutgefäßschnitten verschiedener Tiere entstammen, die alle an Zungenkrebs erkrankten und deshalb notgeschlachtet wurden. Nehmen wir zunächst Fig. 1 vor. Da wir später auf die einzelnen Fälle noch einmal zu sprechen kommen werden, möchte ich die Aufmerksamkeit vorläufig nur auf das Blutkörperchen *a* richten, das etwas links von der Mitte liegt (s. auch Textfig. 2). In diesem Erythrocyten steckt ein Gebilde von respektabeln Dimensionen, dessen Form mit wünschenswerter Deutlichkeit in die Erscheinung tritt. Es besteht aus einem dunkelblau gefärbten rundlichen »Köpfchen« und einem etwas helleren Schwanzanhang. Dieser ist hier nicht gerade gestreckt, sondern leicht gebogen; der Schwanz erreicht an seiner Basis beinahe den Durchmesser des Köpfchens und läuft allmählich nach hinten spitz aus. Wir haben es also hier mit demselben spermoiden oder kommaförmigen Gebilde zu tun, das wir bereits in Fig. 26, Taf. XII photographiert haben. Vergleichen wir das Geschöpf dieser Fig. 26 aus der Lymphe mit der Form a im Blutkörperchen der Fig. 1, Taf. XII oder was dasselbe ist: Vergleichen wir die Textfig. 1 und 2 miteinander, so finden wir vollständige Übereinstimmung in Form, Größe und chemischem Verhalten: Diese Formen aus Blut und Lymphe sind identisch, sie sind auch identisch mit den kleinen Formen der Kultur; wir werden sie nun noch oft antreffen. Bevor wir aber in der Besichtigung unsrer Tafeln weitergehen, möchte ich noch auf einige Fälle in der Literatur hinweisen, wo ebenfalls sperma- und kommaähnliche Microorganismen beschrieben werden.

---

[1] Darauf macht allerdings im »Schweizer Archiv« niemand aufmerksam. Die Absicht verstimmt nicht mehr; dagegen gibt diese freundeidgenössische Gesinnung vielleicht einem Redner willkommenen Stoff zu einem Vortrag in den bei uns jetzt so beliebten Kursen für »staatsbürgerliche Erziehung«.

[2] BERGMANN, A. M., Veränderungen in der Herzmuskulatur bei apoplektischen Fällen von Maul- und Klauenseuche. (Skand. Vet. Tidskr. 1913. H. 3. p. 59.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIX. Referate. 1914. S. 201.

[3] Zur Erleichterung der lithographischen Reproduktion wurden die Originalphotogramme in den Tafeln XII und XIII genau nachgezeichnet.

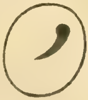


Fig. 2.

Battaglia (loc. cit.) sagt: »... Man war der Ansicht, daß die Trypanosomen nie in die roten Blutkörperchen eindringen oder sich an dieselben anheften, sondern dieselben nur verdrängen. Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, daß einige Trypanosomen in einer Phase ihres Lebens intraglobulär sind. Moore hat bei seinen Untersuchungen über die Trypanosomiasis der Rinder in Nigeria im Blutplasma der Rinder periodisch kleine sphärische Körperchen beobachtet, welche ... die Form eines Kommas ... annehmen ... Das Blut der naganakranken Tiere ist in allen Infektionsperioden virulent, auch wenn keine Trypanosomen darin nachweisbar sind; es müssen jedoch 38 Stunden — Dauer der Inokulationsperiode der Nagana — von der Infizierung verflossen sein. Nach dieser Zeit erscheinen im zirkulierenden Blut zuerst rundliche, birnenförmige oder spermoide intra- und extraglobuläre amöbische Formen ...« — Man sehe sich nebenstehende Textfig. 3 an, die der Fig. 5 in Battaglias Arbeit entnommen ist[1].

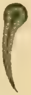


Fig. 3.

Mattes[2] fand bei seinen Versuchen mit fünf pathogenen Trypanosomenarten »sowohl in Frischpräparaten wie in Färbepräparaten ganz dünne, fadenförmige Formen, welche Battaglia treffend spermoide Formen nennt. Diese Formen sind entweder gleichmäßig fadenförmig oder haben ein verdicktes Ende, in dem der Kern liegt ...« (s. Textfig. 3 *a*).

---

[1] Auch in Fällen schwerer Malaria beobachtete Battaglia (loc. cit.) »zahlreiche, äußerst lebhaft sich bewegende spermoide Formen im zirkulierenden Blut«.

[2] Mattes, W., Agglutinationserscheinungen bei den Trypanosomen der Schlafkrankheit, Nagana, Dourine, Beschälseuche, des Kongoküstenfiebers, usw. In: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LXV. Originale. 1912. S. 538.

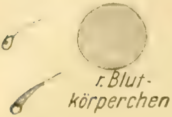


Fig. 3*a*.

»Die oben geschilderten Formen traten bei allen Stämmen auf (*Tryp. Gambiense, Brucei, equiperdum, congolense* und der *Dourine*); irgendeine Besonderheit eines Stammes in dieser Beziehung konnte ich nicht finden ...«

Gonder (loc. cit.) bemerkt: »... Der Untersucher wird an einem Tage, kurz bevor die Parasiten im Blute erscheinen, Gelegenheit haben, den Zerfall bestimmter Plasmakugeln in eine große Menge kleinster Parasiten beobachten zu können ...« Der Leser möge sich alsdann die Fig. 10—14, ferner 16 und 17 in der Abhandlung Gonders ansehen; er wird bemerken, daß hier spermoide bzw. kommaförmige Schmarotzer abgebildet sind, die außerordentlich an die oben beschriebene Form des Maul- und Klauenseucheerregers erinnern; jene sind, wie mir scheint, nur kleiner wie diese. In der beiliegenden Textfigur 4 habe ich einige Geschöpfe aus der Abhandlung Gonders abgebildet[1]. —

Gehen wir zu Fig. 2 auf unsrer Taf. XII über. Auch hier sehen wir zwei Blutkörperchen mit der soeben beschriebenen Form behaftet; eins liegt etwas links von der Mitte des Bildes (Textfig. 5), das andre am rechten Rand (Textfig. 6). — Dort ist das Schwänzchen etwas kürzer wie in Fig. 1 und geradegestreckt, hier dagegen sind die Anhängsel stärker gekrümmt. — In Fig. 3, Taf. XII beobachten wir diese Geschöpfe abermals: Zwei von ihnen hängen an dem Erythrocyten links oben (Textfig. 7); im Blutkörperchen rechts dagegen ist ein eingedrungener Schmarotzer im Begriffe, sich einzurollen (Textfig. 8). Diese charakteristische Form wiederholt sich auf Taf. XII in Fig. 10 (s. Textfig. 9), in Fig. 12 (Textfig. 10), in Fig. 16 (Textfig. 11) im Blutkörperchen rechts, in Fig. 17 (Textfig. 12), in Fig. 20 (Textfig. 13), in Fig. 21 (Textfig. 14), in Fig. 22 (Textfig. 15), in Fig. 24 (Textfig. 16) und in Fig. 32. Auch in der Blutflüssigkeit begegnen wir solchen Wesen, wie wir das in den Photographien 32 und 33 und in den Fig. 39, 42 und 44 der Taf. XIII sehen.

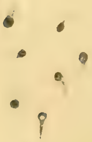


Fig. 4.

---

[1] S. auch: Koidzumi, M., On the nature of the »marginal points« occuring in the blood corpuscles of cattle. In: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LXV. Originale. 1912. S. 337.

Es wäre mir ein leichtes, die Zahl solcher Bilder beliebig zu vermehren. Ich halte das nicht für nötig; die in den beiden Arbeiten demonstrierten Fälle dürften nunmehr genügen. Übrigens steht eine große Zahl von Originalphotographien jedem zur Verfügung, der sich dafür interessiert.

Solche Beobachtungen erlaubten uns nun endlich mit aller Sicherheit, eine Schlußfolgerung zu ziehen (s. S. 32 meiner ersten Arbeit): Die soeben betrachteten Gebilde sind ohne jeden Zweifel Organismen, selbständige Individuen, die von außen in die Blutkörperchen eindringen und hier schmarotzen; es sind Parasiten. Dieselben Formen fanden wir bereits in der genuinen Lymphe und in den Backendrüsen verseuchter Tiere; von den gleichen Individuen wimmelt die Nicollesche Nährflüssigkeit oft schon 24 Stunden nach ihrer Impfung mit dem Inhalt der Aphthe; dieselben Formen finden wir endlich — wie wir noch sehen werden — in der Kultur des durch Berkefeldfilter filtrierten Blaseninhaltes. Es ist keine zufällige Erscheinung und keine Wirkung irgendeiner uns unbekannten Krankheitsursache; es ist vielmehr die Krankheitsursache selbst, der Erreger der Maul- und Klauenseuche. Und zwar sehen wir diesen — ich möchte sagen hier in seiner Grundform vor uns. Dieses Stadium fand sich zweifellos bereits in den Kulturen von Pfeiffer und Grugel vor.

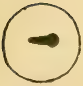


Fig. 5.

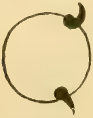


Fig. 6.

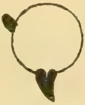


Fig. 7.

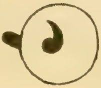


Fig. 8.

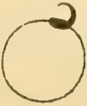


Fig. 9.

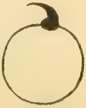


Fig. 10.

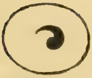


Fig. 11.

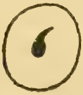


Fig. 12.

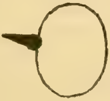


Fig. 13.

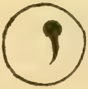


Fig. 14.

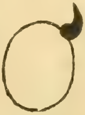


Fig. 15.

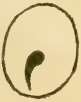


Fig. 16.

Zu dieser Grundform in engster Beziehung stehen natürlich zunächst diejenigen Schmarotzer, welche der Oberfläche der Blutkörperchen mehr oder weniger flach anliegen (Fig. 5, 6 usw. der Taf. XII), sodann die Gebilde der genuinen Lymphe, des Gewebes und des Blutes, bei denen der Fortsatz des »Köpfchens« bloß aus einem (oft nur schwer sichtbaren Spitzchen besteht, dann aber auch die zahllosen kugeligen oder auch mehr ovoiden Gebilde, bei denen noch gar kein Anhängsel nachgewiesen werden kann. Wir treffen ferner bekanntlich — besonders im Gewebe[1] — in großer Zahl auch die gestreckten oder mehr oder weniger gebogenen Stäbchenformen (s. Taf. I meiner ersten Arbeit) an, die ebenfalls unschwer auf die soeben genannte Kugelform zurückgeführt werden können. Für die Bewegungen im Gewebe zwischen und in den Zellen (auch in den Blutkörperchen und in den Blutgefäßwandungen) werden den Geschöpfen Schwanzanhänge wenig nützen; ein Durchkommen wird hier viel eher dadurch ermöglicht, daß sich die Kügelchen in die Länge strecken. Das wird vermutlich auch der eigentliche Grund dafür sein, daß die kleinsten dieser kugelförmigen Repräsentanten selbst durch Bacterienfilter hindurchgehen; wir hätten daher hier den filtrierbaren Teil des Virus vor uns. So findet auch BATTAGLIA (loc. cit.), »daß das *Trypanosoma* der Nagana in das Filtrat übergeht, wenn es sich in Form der rundlichen, intra- und extralobulären amöbischen Körperchen befindet und dagegen nicht ins Filtrat übergeht, wenn es die längliche, spindelförmige, spermoide oder vollständige Form aufweist.« —

Aber trotz der, in einer Hinsicht wenigstens, entscheidenden Wendung, die unser Problem genommen, ist der springende Punkt immer noch unerledigt: die Möglichkeit der Kultivierung dieser in verschiedenen Modifikationen auftretenden Organismen; bis jetzt hatten wir immer noch nichts beobachtet, was in dieser Hinsicht als wegleitend hätte bezeichnet werden können. Wir stehen daher, im Grunde genommen, immer noch auf dem v. BETEGHschen Standpunkte. Immerhin ist eine wichtige Überzeugung in uns gereift: die Tatsache, daß sich die Schmarotzer an die roten Blutkörperchen hängen oder sich in ihnen einnisten, verweist sie systematisch zu den Protozoen. »Protozoen«, sagt DOFLEIN (Protozoenkunde 1909, S. 265), »haften in der bewegten Blutflüssigkeit entweder an den Blutzellen oder in deren Innerem; oder sie besitzen eine geeignete Form, um mit Hilfe ihrer kräftigen Bewegungen im Blut schwimmen zu können.«

Aber in den Blutpräparaten war noch etwas andres Bemerkenswertes zu sehen: Die in die Erythrocyten eingedrungenen Parasiten können sich hier einrollen. Die Diskussion der Frage, ob das eine Degenerationserscheinung des Schmarotzers sei oder nicht, soll uns hier noch nicht aufhalten; dagegen wollen wir nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, daß ein analoges Verhalten bei Protozoen verschiedentlich konstatiert worden ist. Am bekanntesten sind wohl die »Tropenringe« des Malariaparasiten; Ringformen in den roten Blutkörperchen sind ferner gefunden worden bei verschiedenen andern *Plasmodium*-Arten (*Pl. Kochi* Lav., *Pl. pitheci* Halb. u. Prow., *Pl. inui* Halb. u. Prow.), bei *Achromaticus vesperuginis* Dion., bei *Babesia canis*, bei Trypanosomen und *Leishmania*. Damit kommen wir in den Bereich der Analogien und diese bergen vielleicht das heuristische Prinzip.

---

[1] Sie fehlen indes auch in den Blutkörperchen und im Serum nicht.

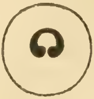


Fig. 17.

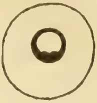


Fig. 18.

Unter den gekrümmten Formen, welche der Erreger der Maul- und Klauenseuche in den Erythrocyten annehmen kann, fallen besonders die in meiner ersten Arbeit bereits beschriebenen und abgebildeten auf (s. Textfig. 17 und 18). Sie erinnern uns sofort an gewisse Stadien der *Leishmania*, welche ihnen in Größe und Gestalt sozusagen kongruent sind. Es ist von verschiedenen Lesern meiner ersten Abhandlung, denen die einschlägige Literatur nicht zur Verfügung steht, der Wunsch ausgesprochen worden, es möchten einer eventuell folgenden Publikation die Abbildungen von *Leishmania*, auf die ich mich damals schon berufen habe (S. 32 und 33 der ersten Arbeit), beigelegt werden. Ich genüge hiermit dieser Aufforderung und stelle in den Textfig. 19, 20 und 21 *Leishmania* neben Maul- und Klauenseuche. Fig. 19 ist dem Protozoenwerk von Doflein entnommen und repräsentiert einen großen Phagocyten des Knochenmarkes »mit zahlreichen Leishmanien, welche teilweise stärkeren Zerfall zeigen« (2. Aufl. 1909. S. 702, Fig. 653 *B*). In Textfig. 20 sehen wir einige Erythrocyten befallen vom Erreger der Maul- und Klauen-

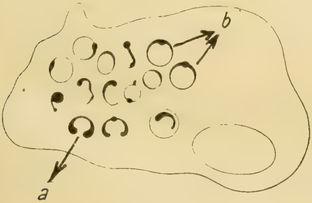


Fig. 19.

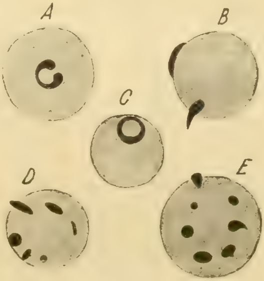


Fig. 20.

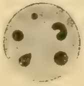


Fig. 21.

seuche, genau nach mikroskopischen Präparaten gezeichnet[1]. Man vergleiche nun die Formen in *A* und *C* der Fig. 20 mit den Formen *a* und *b* der *Leishmania* in Fig. 19 und man wird konstatieren müssen, daß die Übereinstimmung — morphologisch wenigstens — eine derart frappante ist, daß man versucht sein könnte, diese Individuen als völlig identisch zu bezeichnen. Wir kommen später noch einmal auf diesen Punkt zurück. — In Textfig. 21 ist ein rotes Blutkörperchen abgebildet, das mit *Leishmania donovani* behaftet ist. (Die Abbildung ist der »Naturwissenschaftl. Wochenschrift« Nr. 6, 1915 entnommen). Man vergleiche damit das rote Blutkörperchen *E* in Textfig. 20 und man wird auch hier vom rein morphologischen Standpunkt aus keine besonderen Differenzen feststellen können. Die Übereinstimmung ist wiederum derart, daß man das eine Blutkörperchen für das andre setzen könnte. Die Sichelform der Textfig. 21 (☾) ist allerdings im Blutkörperchen *E* nicht vertreten; dagegen findet sie sich in andern Erythrocyten vor (s. die Mikrophotographie in Fig. 20, Taf. I meiner ersten Arbeit).

Aus dieser auffallenden, teilweise bis zur morphologischen Identität gehenden Übereinstimmung zwischen dem im roten Blutkörperchen sitzenden Erreger der Aphthenseuche und der in Phagocyten und Erythrocyten eingenisteten *Leishmania* schloß ich auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den beiden Schmarotzern (s. S. 37 der ersten Arbeit); denn rein zufällig kann eine Ähnlichkeit, wie wir sie hier antreffen, nicht sein[2].

---

[1] Ich bitte übrigens, die photographischen Reproduktionen mikroskopischer Präparate in den Fig. 5, 16, 19 und 22, Taf. I meiner ersten Abhandlung nachzusehen; s. auch Fig. 41 der vorliegenden Arbeit.

[2] In meiner ersten Arbeit (s. S. 33) habe ich auch auf die Übereinstimmung im klinischen Bild zwischen *Leishmania* und Maul- und Klauenseuche hingewiesen. Wir wollen hierfür noch einige weitere Belege beibringen.

Laveran, A. et Nattan-Larrier (Contribution à l'étude de la espundia. Bull. Soc. de Pathol. exot. T. V. 1912. p. 486. Referat in: Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Bd. LV. Referate. 1912. S. 82) sagen: »Die in Peru vorkommende Espundia scheint mit der brasilianischen Buba identisch zu sein. Bei beiden Krankheiten findet man hauptsächlich die Erkrankungsherde im Munde, Rachen und in der Nase und in den Ausstrichen von krankhaft verändertem Gewebe Leishmanien, die der *L. Donovani* und *tropica* ähneln, aber nicht mit ihnen identisch sind . . .«

Cardamatis, J. P. et Melissidis, A. (Deux cas de bouton d'orient, dont le premier très rare; etc. Bull. Soc. de Path. exot. T. IV. 1911. p. 454. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. LII. 1912. Referate. S. 124) berichten von einem Fall von Orientbeule bei einem 16jährigen Knaben, der nicht weniger als 35 Beulen aufwies. Von diesen saßen 24 im Gesicht und 2 an der Lippenschleimhaut.

Splendore, A. (Leishmaniosi con localizzazione nelle cavità mucose etc. Bull. Soc. de Path. exot. T. V. 1912. S. 411. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol.

Ich habe bereits in meiner ersten Arbeit darauf hingewiesen, daß der Analogie keine Beweiskraft innewohne; trotzdem ist sie uns, als heuristisches Prinzip, in der Naturforschung je und je von großem Wert gewesen. Als Beweis hierfür will ich bloß auf drei Beispiele hinweisen; eines ist der anorganischen, ein andres der physikalischen Chemie und eines der Physiologie entnommen. — Niemand würde glauben, daß Sauerstoff und Schwefel nahe verwandte Elemente seien. Und doch gehören beide in eine und dieselbe, wohl definierte und charakteristische Gruppe, welche das Quartett Sauerstoff, Schwefel, Selen und Tellur umfaßt. Eine Analogie erst eröffnet uns die Augen über die wirklichen, aber versteckten genetischen Beziehungen zwischen Sauerstoff und Schwefel: die Analogie zwischen den beiden Verbindungen H_2O und H_2S, besser noch: die oft bis ins Extrem gehende Analogie zwischen ihren Derivaten, den Oxy- und Sulfosäuren bzw. ihren Salzen. — Jedem in der modernen Naturforschung einigermaßen Bewanderten ist bekannt, wie sich unsre Kenntnisse über den Lösungsvorgang eines Körpers in den letzten Jahrzehnten vertieft haben dank der Arbeiten eines PFEFFER, VAN T'HOFF, OSTWALD, ARRHENIUS u. a. Aber diese gewaltigen Fortschritte, deren befruchtende Wirkungen sich weithin erstrecken, auf dem analytischen, elektrolytischen und physiologischen Gebiet aber besonders bemerkt werden, stützen sich wesentlich auf eine Analogie, in letzter Linie auf die Analogie zwischen osmotischem Druck und Gasdruck. — So analogisierte ED. DRECHSEL auch die Wirkungen der Wechselstromentladungen mit der Drüsentätigkeit und benutzte sie zur Erklärung der Synthese des Harnstoffes in der Drüse (s. A. TSCHIRCH, Vorträge und Reden. Leipzig, Gebr. Borntraeger, 1915. S. 644). Diese drei Beispiele ließen sich leicht vermehren; sie alle weisen übereinstimmend auf den hohen Nutzen hin, den uns eine Analogie bringen kann[1].

I. Abt. Bd. LV. Referate. 1912. S. 81): »Lokalisation des Krankheitsprozesses in der Mund- und Nasenhöhle ... Die Parasiten finden sich sehr zahlreich in den veränderten Haut- und Schleimhautpartien, ebenso in den Sekreten derselben ... Im Munde beobachtet man vereinzelte geißeltragende Parasiten ...«

WENYON, C. M. (Oriental sore in Bagdad etc. Parasitologie. Vol. IV. 1911. No. 3. p. 273. Referat in: Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Bd. LII. Referate. 1912. S. 120) meldet: »Die Orientbeule ist bei den Eingeborenen von Bagdad allgemein verbreitet und tritt gewöhnlich bei Kindern von 1—3 Jahren auf. Die Zahl der Beulen bei einem Kranken beträgt selten mehr als drei, doch kommen auch bis zu 23 und sogar noch mehr vor. Gewöhnlich treten die Beulen an ... Gesicht, Unterarm, Bein, Hand und Fuß auf.

[1] Dem Chemiker BERZELIUS standen für sein System, das von dem heute

So schien mir persönlich auch die Analogie zwischen der *Leishmania* und dem Erreger der Maul- und Klauenseuche eine hoffnungsvolle Perspektive zu eröffnen. Ich weiß, daß man sich in tierärztlichen Kreisen über diesen Punkt besonders lustig macht und meine »Phantasie« verhöhnt, die ich bei der Lösung des Problems Aphthenseuche an den Tage gelegt hätte. Die diesbezüglichen Aktenstücke, die zum Teil pamphletären Charakter annehmen, sind allerdings nicht veröffentlicht worden; aber sie zirkulierten hinter meinem Rücken und wurden mir von befreundeter Seite vorgewiesen. Ich habe nicht die geringste Ursache, mich deshalb aufzuregen; ich berufe mich ganz einfach auf die Philosophie unsrer Naturwissenschaften und betone, daß die Zusammenstellung und Vergleichung von Tatsachen und Beobachtungen geradezu den Ausgangspunkt jeglicher Naturerkenntnis bildet. Können wir nämlich bei dieser Gelegenheit feststellen, daß eine Reihe von Erscheinungen vermutlich Wirkungen einer und derselben Ursache sind, so verdichten wir dieses Ergebnis in einen einfachen sprachlichen Ausdruck, einen Satz, oder in eine mathematische Formel und nennen das ein Gesetz. Die Bedeutung des Gesetzes für die höhere Entwicklung unsrer Wissenschaft sollte aber doch allgemein bekannt sein. — Ich verweise ferner auf die wissenschaftliche Pädagogik eines Herbart-Ziller, welche das Aufsuchen von Vergleichspunkten, also Analogien, als eine wichtige formale Stufe des Unterrichts, die »Stufe der Vergleichung« in ihr System einstellt. — Wichtiger aber, als die Berufung auf bisherige gute Erfahrungen und philosophische Systeme ist auch hier der Erfolg, die Beobachtung nämlich, daß sich die auf eine Analogie gegründete Voraussetzung bestätigte.

Gestützt auf diese Analogie zwischen den schmarotzenden Stadien der *Leishmania* und des Erregers der Maul- und Klauenseuche konnte ich nunmehr auch mit einiger Aussicht auf Erfolg den Nährboden wählen und die Erfahrung hat gelehrt, und wird es jedem beweisen, der sich die Mühe der Kontrolle nimmt, daß das richtige Milieu getroffen wurde. Denn — ich betone das hier noch einmal — die Belebung des Aphtheninhaltes würde kaum mit einer derartigen Schnelligkeit vor sich gehen, wenn die Nährlösung dem Schmarotzer nicht sehr gut passen würde. Ich habe seit der Veröffentlichung meiner ersten Arbeit weitere Kulturversuche gemacht; so impfte ich z. B. am 19. April 1916 ein Nicollesches Röhrchen mit Aphthenlymphe und schon nach 24 Stunden konnte ich die wimmelnden Mengen der kleinen Geschöpfe

---

gebräuchlichen nicht viel abweicht, fast keine andern Hilfsmittel, als die Prinzipien der Analogie zu Gebote.

beobachten, die ich bereits früher beschrieb. Und zwar entsprachen die in diesem 20. Versuch zum Leben erweckten kleinen Individuen, wie in den andern 19 Fällen genau jenen Formen, die uns bereits in der Lymphe, den Backendrüsen und im Blut als besonders verdächtig aufgefallen sind: Es sind jene Geschöpfe, welche aus einem rundlichen »Köpfchen« und einem Schwanzanhang bestehen[1]. In derselben Gestalt treten nun auch die andern Stadien des Parasiten auf, die wir ebenfalls in Lymphe, Backendrüsen und Blut angetroffen haben, nämlich die zahlreichen Kügelchen mit und ohne Spitzchen, auf die wir schon früher jene Grundformen des frei beweglichen Schmarotzers zurückführten. Bei diesen behenden Geschöpfen der Kultur fällt dann noch auf, daß sich in den Schwanzanhängen hinter dem »Köpfchen« weitere Kügelchen bilden können, so daß auf diese Art kleine Ketten entstehen. Ob sich die »Köpfchen« auch in der dem Schwanzanhang entgegengesetzten Richtung verlängern und in diesen Fortsätzen ebenfalls Kügelchen deponieren, habe ich bis jetzt nicht sicher entscheiden können; ich halte es aber für möglich. Auf alle Fälle kann diese kettenförmige Aufreihung von Kügelchen in den Schwänzen und der vermutlich über kurz oder lang eintretende Zerfall dieser Ketten nicht anders denn als Vermehrungsakt gedeutet werden.

Ich betrachte diese aus der genuinen Lymphe gezüchtete Form als die Hauptform des Schmarotzers überhaupt und wer meine erste Arbeit ohne Vorurteil liest, wird zugeben müssen, daß schon dort das Schwergewicht durchaus auf diese Form gelegt wurde; den durch die Maul- und Klauenseuche bedingten Kräfteabfall der Tiere aber führe ich auch jetzt noch — wie in meiner ersten Arbeit — auf akute Anämie und Kachexie zurück.

Ich habe in diesem Abschnitt zu zeigen versucht, daß die scheinbar selbstverständliche Annahme, der Erreger der Maul- und Klauenseuche sei am leichtesten in der Aphthe, also da zu finden, wo er voraussichtlich am konzentriertesten vorkommt, eine irrige war. Bacteriologisch mußte der Angriff scheitern, weil der Erreger kein Bakterium ist, und die Mikroskopie des Aphtheninhaltes kommt über bloße, wenn auch berechtigte, Verdachtsmomente nicht hinaus. Erst die genaueste mikroskopische Untersuchung des Blutes gibt uns den Schlüssel zum Rätsel in die Hand.

---

[1] In den Frischpräparaten sind die Köpfchen der spermoiden Geschöpfe stark lichtbrechend, vgl. hierzu S. 582 unten.

II.

Über meine erste Arbeit erschien im »Schweizer Archiv für Tierheilkunde« (Bd. LVII. Heft 12. 1915) eine Rezension von W. **Frei**-Zürich, in welcher von den meine Abhandlung begleitenden Tafelfiguren folgendes gesagt wird: »... Gegen die Zellnatur (der abgebildeten Körperchen) spricht die große Verschiedenheit der Form und Größe. Zudem sind sie weder rot noch blau gefärbt, sondern schwarz, was in dem Referenten den Verdacht auf Farbniederschläge erweckt ...«

Trotzdem dieser Kritiker bis jetzt zur Lösung unsres Problems nichts beigetragen, muß ich doch zu seinen Bemerkungen Stellung nehmen, besonders auch deshalb, weil sie in einer Form gemacht werden, welche wir in einer wissenschaftlichen Diskussion nicht aufkommen lassen dürfen. Zunächst fällt auf, daß **Frei** nicht angibt, welche Bilder der photographischen Tafel ihm verdächtig erscheinen; möglicherweise meint er sogar alle. Dann möchte ich darauf hinweisen, daß es **Frei** ein leichtes gewesen wäre, die Originalphotographien zu allen Abbildungen meiner Publikation in die Hände zu bekommen, falls es ihm darum zu tun gewesen wäre, ein einigermaßen objektives Urteil zu fällen. Verschiedene deutsche Forscher haben mich um die Einsendung solcher Originalphotographien gebeten und ich habe mich bemüht, alle Wünsche so schnell als möglich zu erfüllen; aber keinem dieser Forscher ist es eingefallen, die Dinge, die ich photographiert, als Niederschlagsbildungen zu bezeichnen. — Auf den bloßen persönlichen Eindruck hin einen Verdacht, wie ihn **Frei** ausspricht, der Öffentlichkeit preiszugeben, geht nicht an. Ein solches Verfahren, von wissenschaftlicher Objektivität weit entfernt, ist geeignet, bei vielen Lesern Vorurteile zu wecken und gegen diese Tendenz, sie sei nun bewußt oder nicht, lege ich entschieden Verwahrung ein.

Jeder Forscher, der seine Publikationen mit Abbildungen belegen muß, weiß, mit welchen Schwierigkeiten der Lithograph zu kämpfen hat, wenn er dem Autor alles das getreulich nachzeichnen soll, was letzterer zu reproduzieren, eventuell ganz besonders hervorzuheben wünscht, ganz besonders dann, wenn es sich um minutiöse Kleinigkeiten handelt, wie im vorliegenden Fall und erst recht dann, wenn es sich um Microphotographien handelt, die bei 1000—3000facher Vergrößerung aufgenommen worden sind. Selbst die Originalphotogramme werden nicht selten einiges von der Schärfe selbst derjenigen Präparate einbüßen, die an optischer Differenzierung nichts zu wünschen übrig lassen. Man vergesse nicht, daß die Expositionszeit hier mit Minuten rechnen muß und die leiseste Verschiebung des Tubus während des Photographierens wird bei solchen Vergrößerungen zu unscharfen Konturen führen, die der Forscher bei der Besichtigung der Bilder selbst unwillkürlich korrigiert, während der Lithograph dies nicht zu tun vermag, falls er sich mit dem Autor nicht persönlich in Verbindung setzen kann. Ein solcher Verkehr war aber hier ausgeschlossen. — Ich persönlich kann nun der Lithographischen Anstalt von A. Funke in Leipzig nur meine höchste Anerkennung zollen für die sehr sorgfältige Art, mit der sie bis jetzt alle meine Abhandlungen zu illustrieren sich bemühte; kam es doch vor, daß sie mir in schwierigen Fällen nicht weniger als sechsmal die Korrekturabzüge präsentierte.

Vermutlich will aber Frei mein Färbeverfahren diskreditieren, das nach seiner Meinung die von mir beschriebenen Formen als Niederschläge hinterlassen soll[1]. Wir schauen uns daher die Situation zunächst von der chemischen Seite aus an. Da ist zu betonen, daß zwei verschiedene Farbstoffe oft unter dem gleichen Titel genannt werden; beide heißen etwa kurz: Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Diese ungenaue Bezeichnung scheint da und dort schon zu Mißverständnissen Veranlassung gegeben zu haben. Tatsächlich enthält der eine Farbstoff neben dem (basischen) Methylenblau Säurefuchsin, während der andre das gewöhnliche Fuchsin (salzsaures Rosanilin) enthält.

1. Ehrlichs neutrales (Säure-) Fuchsin-Methylenblau. Die erste auf dieses heterogene Farbstoffgemisch bezügliche Publikation scheint sich zu finden in: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. I. 1880. S. 558 (»Fuchsin und Methylenblau als Färbungsmethode«).

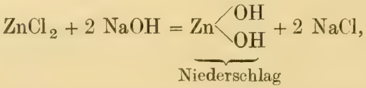
Über dieses »Fuchsin-Methylenblau« (s. auch »Farbenanalytische Studien von L. Michaelis) heißt es nun in der 1914 erschienenen Festschrift für Paul Ehrlich: ». . . Die Hauptmenge (der Leucocyten des Blutes) zeigt weder basophile noch acidophile Körnchen. Unter diesen Umständen kam Ehrlich auf den Gedanken, ob nicht in diesen übrigen Leucocyten Körnchen von noch andern Farbaffinitäten vorhanden seien, und es bleibt nur eine Klasse von Farbstoffen übrig, die allerdings sonst noch nirgends eine Rolle gespielt haben und von Ehrlich ad hoc definiert worden sind: die neutralen Farbstoffe (Zeitschr. f. klin. Med. I. 1880. S. 553; Charité-Annalen XII. 1887. 288). Er versteht darunter Salze, die aus einer Farbsäure und aus einer Farbbase zusammengesetzt sind. Die Anwendung derselben bietet die große Schwierigkeit, daß diese Körper alle in Wasser kaum löslich sind. Aus alkoholischer Lösung entfalten sie aber die gewünschte Eigenschaft nicht.

---

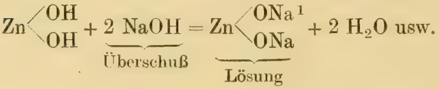
[1] Alle meine Mikrotomschnitte werden ausnahmslos mit warmem Wasser aufgeklebt; besondere Klebemittel (Eiweiß-Glycerin usw.) kommen nie zur Verwendung.

Ehrlich gelang es aber, sie durch einen Kunstgriff in wässerige Lösung zu bringen. Versetzt man nämlich die wässerige Lösung eines basischen Farbstoffes — etwa Methylenblau — mit einem sauren Farbstoff — etwa Säurefuchsin — so erhält man eine dichte Fällung des neutralen Farbstoffes. Versetzt man diesen mit einem Überschuß von Säurefuchsin, so geht der Niederschlag teilweise wieder in Lösung und stellt somit die geeignete Lösung eines neutralen Farbstoffes dar.«

Zu diesen Ausführungen möchte ich — ganz nebenbei — folgendes bemerken: Ich glaube nicht, daß man das »Lösen des gefällten neutralen Farbstoffes im Überschuß des Säurefuchsins als einen Kunstgriff bezeichnen darf und Ehrlich, der in unsrer Chemie so gut bewandert war, hätte das selbst wohl auch nicht getan. Ehrlich hat ganz einfach eine dem analytischen Chemiker längst bekannte Tatsache, die uns im Laboratorium immer wieder begegnet, auf sein Problem übertragen, ich meine die Beobachtung, daß sich Niederschläge im Überschuß des Fällungsmittels — wie man sich chemisch auszudrücken pflegt — wieder lösen können. Man denke z. B. nur an die Gruppe der Hydrate: Ein Hydroxyd fällt aus einem Metallsalz durch ein andres Hydrat aus; der Niederschlag aber löst sich oft sofort wieder auf, wenn wir einen Überschuß des Fällungsmittels zufügen, z. B.

1) 

$$ZnCl_2 + 2\,NaOH = \underbrace{Zn\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ \diagdown OH\end{smallmatrix}}_{\text{Niederschlag}} + 2\,NaCl,$$

2) 

$$Zn\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ \diagdown OH\end{smallmatrix} + \underbrace{2\,NaOH}_{\text{Überschuß}} = \underbrace{Zn\begin{smallmatrix}\diagup ONa^{1}\\ \diagdown ONa\end{smallmatrix}}_{\text{Lösung}} + 2\,H_2O \text{ usw.}$$

Ehrlich löst also seinen neutralen Farbstoffniederschlag im Überschuß des Fällungsmittels; dieses zuerst fällende, dann im Überschuß lösende Agens aber ist hier das Säurefuchsin.

---

[1] Nach A. Hantzsch (Zeitschr. f. anorg. Chemie XXX. 1902. S. 289) befindet sich das Zink in der alkalischen Lösung nicht als Zinkat, wie wir es hier angenommen haben, sondern wahrscheinlich als Zinkhydroxyd in der hydrosolen Form; doch spielt das im vorliegenden Fall keine Rolle.

2. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Das heterogene Farbstoffgemisch enthält neben dem Methylenblau das gewöhnliche Fuchsin, das salzsaure Rosanilin. Diesen Farbstoff habe ich zu meinen Färbungen der Präparate von Maul- und Klauenseuche gewöhnlich verwendet. Kommt nun zu diesem Farbstoffgemisch Säurefuchsin, so entsteht selbstverständlich — wie wir oben gesehen — aus diesem und dem Methylenblau vorübergehend das in Wasser schwer lösliche Farbsalz; aber ebenso sicher löst sich dasselbe in Alkohol wieder auf, wie soeben (S. 542) bemerkt wurde und wie das schon Ehrlich konstatieren konnte. Da nun meine Objektträger ohne Ausnahme den Alkohol passieren, hier sogar so lange verweilen, bis die letzten Wolken von Methylenblau verschwinden, so ist damit jede Gefahr für dauernden Niederschlag ausgeschlossen. Wäre dem nicht so, dann müßten ja sämtliche mit Säurefuchsin vorbehandelten und mit Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau nachgefärbten Präparate die Niederschläge, von denen Frei spricht, zeigen. — Wenn daher dieser Kritiker beim Leserkreise des »Schweizer Archiv für Tierheilkunde« den Glauben erwecken will, es könnte sich in meinen Schnitten um Farbstoffniederschläge handeln, so beweist er damit, daß er die Ehrlichschen heterogenen Farbstoffgemische noch nicht kennt.

Frei verdächtigt, wie oben bemerkt, zweifellos alle die in der Tafel I meiner ersten Arbeit verzeichneten Gebilde. Er sagt nämlich (loc. cit. S. 674): ». . . Wichtiger aber ist, daß St. mit seiner Färbemethode . . . in den genannten Organen eine Unmasse von Gebilden findet, die er für die Erreger hält. Es sind das kleinste Kügelchen von etwa 0,1 μ Durchmesser, daneben größere bis 0,5 μ und mehr Durchmesser (S. 675) entweder einzeln oder in Gruppen; einzelne haben schwanzartige Anhängsel, daneben finden sich auch größere, längliche, stäbchenförmige, halbmond- und kommaförmige Körperchen von etwa 1 μ Länge . . .« und fährt dann im folgenden Abschnitt fort: ». . . Die erwähnten Gebilde erwecken den Verdacht auf Farbstoffniederschläge.«

Es ist mir, offen gestanden, bis zur Stunde noch nicht gelungen, mich von meinem Erstaunen über solche Äußerungen zu erholen. Ich kann nicht begreifen, wie jemand die Möglichkeit, die Formen der Fig. 5, 6, 16, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 29, Taf. I meiner ersten Arbeit, oder die Formen der Fig. 1—25 und 29—54, Taf. XII und XIII der vorliegenden Abhandlung (s. auch Textfig. 1, 2, 5—18 und 20) seien Farbstoffniederschläge, ernstlich in Erwägung ziehen kann; ich verzichte daher meinerseits über diesen Punkt auf jede weitere Diskussion. Bemerken möchte ich allerdings noch, daß, wenn Frei konsequent sein wollte, er auch die dem Erreger der Maul- und Klauenseuche konformen Stadien der *Leishmania* als Niederschlagsbildungen bezeichnen müßte; Nicolle diesen Vorwurf zu machen, hat aber Frei bezeichnenderweise unterlassen. Und wie verhält sich dieser Kritiker v. Betegh gegenüber? Dieser Forscher hat nicht meine Methode zur Färbung verwendet und trotzdem — wie oben ausgeführt wurde — in der Blasenlymphe Individuen gesehen, die den vor mir beschriebenen zweifellos entsprechen. Diese Tatsache, daß zwei Forscher unabhängig voneinander und auf verschiedenen Wegen zu demselben Ziele kommen, stimmt wirklich sehr schlecht zu der Behauptung Freis, der eine Weg hätte über Farbstoffniederschläge geführt.

Ebenso bedenklich, wie die soeben hervorgehobene, ist eine andre Stelle in der Kritik von Frei. Die »erwähnten Gebilde . . . sind weder rot noch blau gefärbt, sondern schwarz«, sagt der Referent. Nun, wie sollten sie denn sonst sein? In meiner Arbeit ist doch wiederholt und ausdrücklich darauf hingewiesen worden, daß die mikroskopischen Präparate photographiert seien, und zwar (mit Ausnahme der Fig. 1, Taf. I) sämtlich auf gewöhnliche (also Bromsilber-) Platten. Wie nun auf solchen Platten die Reproduktionen anders als schwarz herauskommen sollen, selbst wenn die photographierten Objekte rot oder blau wären, ist dem Photographen genau so unfaßbar, wie oben dem Chemiker die von Frei vermutete Niederschlagsbildung. Daß sich selbst in der Lumièrephotographie (Fig. 1, Taf. I) der Lithograph darauf beschränkt, die blauschwarzen Gebilde kurzerhand schwarz zu zeichnen, dürfte denjenigen nicht verwundern, der mit der Kleinheit der darzustellenden Objekte rechnet und daneben in Betracht zieht, daß die lithographischen Tafeln durch eine deutsche Kunstanstalt hergestellt wurden in einer Zeit, in der das Deutsche Reich mitten im Kriege stand. —

»Gegen die Zellnatur (der erwähnten Gebilde) spricht auch die große Verschiedenheit der Form und Größe«, meint Frei. Ich kann dem Referenten hier nichts Besseres anraten, als ein Werk über Protozoen zu studieren, dann wird er sehen, wie völlig haltlos auch diese Argumente sind. —

Ich habe mich bis jetzt eigentlich bloß mit einem einzigen Satz der Freischen Kritik befaßt. In dieser Weise müßte ich nun fast Satz um Satz seiner oberflächlichen Rezension korrigieren oder zurückweisen. Ich verzichte aus zwei Gründen darauf: 1. Habe ich meine Zeit zu andern Dingen nötig und 2. würde ein wirklicher Fortschritt in der

Angelegenheit der Erforschung der Maul- und Klauenseuche dadurch ja doch nicht erzielt. Frei hat den inneren Zusammenhang, in welchem die Dinge, über die meine Arbeit berichtet, zueinander stehen, nicht erkannt; nur so ist es zu verstehen, daß ein Zerrbild von meinen Untersuchungen hat ustande kommen können, wie es Frei im »Schweizer Archiv für Tierheilkunde« entwirft.

Auf eine Bemerkung in seiner Besprechung muß ich allerdings noch hinweisen, weil gerade hier der Beweis dafür erbracht werden kann, daß Frei die Zusammenhänge nicht sieht, oder sie willkürlich zerreißt. »Interessant ist,« sagt nämlich Frei (loc. cit. S. 675), »daß der Verfasser Gebilde, die ein Bacteriologe nur für Streptococcen halten kann (Taf. II, Fig. 77, 96, 97 und 98) ebenfalls den Formen des Protozoons zurechnet, das nach seiner Meinung der Erreger der Aphthenseuche ist.« Weiß Frei vielleicht, daß die ersten Entdecker der Piroplasmen diese für Coccen hielten, während es wirkliche Protozoen sind und daß die Babesien, infolge ihrer Kleinheit, zuerst zu den Bacterien gezählt wurden?

Wer die Fig. 96 und 98 auf Taf. II meiner ersten Arbeit unvermittelt betrachtet, könnte ja möglicherweise glauben, der Verdacht, den hier Frei wieder ausspricht, sei einigermaßen berechtigt und diejenigen, die flüchtig beobachten und dazu den Tatbestand ignorieren, würden diesen Verdacht, wie Frei es sogar tut, eventuell noch auf die Fig. 77 und 97 ausdehnen, trotzdem in diesen zwei Bildern schon ganz deutlich zum Ausdruck kommt, daß in ihnen lediglich »Skelette« — wie ich mich ausdrückte — der großen Formen vorliegen. Aber Frei verschweigt die ausgesprochene Tendenz jener Geschöpfe, auf die ich mit allem Nachdruck aufmerksam machte, sich chromidial aufzulösen[1]; er macht die Leser seiner Kritik auch nicht aufmerksam auf die Fig. 76, 94—95, die zusammen mit den Fig. 77 und 97 den lückenlosen Übergang der intakten Individuen der Fig. 60—93 in die chromidial vollständig aufgelösten der Fig. 96 und 98 repräsentieren. Ist die Fig. 77, wie Frei behauptet, eine Streptococcenkette, so sind es auch die Fig. 76; 94 und 95, dann die Fig. 75 und 71 usf. Ist diese Konsequenz, die sich aus der Behauptung Freis ergibt, nicht auch sehr »interessant«? Gewiß hätte ich noch mehr Zwischenstadien einschalten können, wenn ich es für notwendig gefunden hätte; aber für einen vorurteilsfreien Leser sprechen die beigelegten Figuren als Textbelege eine so klare Sprache, daß weitere Erörterungen darüber wahrhaftig nicht nötig sein sollten. Und schließlich ist ja eine wissenschaftliche Abhandlung kein Bilderbuch. — Offenbar ist Frei auch die einschlägige Literatur unbekannt, er würde sonst gesehen haben, daß von andern Protozoen ein ganz analoger Zerfall bekannt ist. So sagt Buchanan von der Entwicklung des *Trypanosoma brucei* in der Springmaus: »Auffällig war das Vorhandensein von freien Chromatinkörnern in allen Ausstrichen vom 2. Tage an. Sie stammten offenbar von zerfallenden Trypanosomen ab ...« Wir werden auf diesen und andre derartige Fälle weiter hinten noch zu sprechen kommen (s. S. 583 u. 594—597).

---

[1] In den Fig. 57—63, Taf. XIII sind einige weitere solcher in chromidialer Auflösung begriffenen Individuen des A- und B-Typus abgebildet.

Daran, daß Frei mit seiner Betonung von der Streptococcennatur der Formen in Fig. 77, 96, 97 und 98 in den Reihen der schweizerischen Tierärzte denselben vollen Erfolg hatte, wie mit seinem Verdacht von den Farbstoffniederschlägen, zweifle ich keinen Augenblick. Aber Frei muß den von mir geschilderten Verhältnissen Zwang antun, um seine Behauptung aufstellen zu können; lösen wir die Objekte aus ihrem natürlichen Zusammenhange oder aus ihrer Entwicklungsreihe los, so ist bloß noch etwas Phantasie nötig, um die unglaublichsten Kombinationen fertigzubringen. Je genauer ich mir übrigens das Referat von Frei besehe, desto mehr festigt sich in mir die Überzeugung, daß dieser Kritiker meine Arbeit gar nicht vollständig gelesen, sondern sich im textlichen Teil allerhöchstens mit einigen Stichproben begnügt hat. Das wäre ja schließlich auch die einfachste Erklärung dafür, daß unter den Händen dieses Referenten der ganze Zusammenhang meiner Darstellung in die Brüche ging.

Es ist in diesem Abschnitt auf einige Figuren der beigefügten Taf. XII und XIII Bezug genommen worden; es wäre hier vielleicht am Platze, uns alle Bilder, die ich der vorliegenden Abhandlung beifügte, genauer anzusehen, besonders auch deshalb, weil der Leser, der chemisch möglicherweise nicht genügend vorgebildet ist und daher meiner chemischen Widerlegung der Niederschlagsbildung durch meine Methode nicht mit dem vollen Verständnis folgen konnte, noch einmal Gelegenheit bekäme, sich an der Form der beschriebenen Gebilde ein Urteil darüber zu bilden, ob es sich hier eventuell um Fällungserscheinungen handeln könne oder nicht.

Ich durfte jedoch diesmal die Sachlage etwas vereinfachen, für den Leser sowohl, wie für den Lithographen. Nachdem auch in der vorliegenden Arbeit wiederum auf die entscheidende Bedeutung der Untersuchung des Blutes von an Maul- und Klauenseuche erkrankten Tieren hingewiesen wurde[1], konnte ich mich darauf beschränken, lediglich Blutpräparate zur Demonstration zu bringen. Die Erythrocyten, welche in den Fig. 1—25 der Taf. XII und 29—33 der Taf. XIII abgebildet sind, stammen alle aus neuen Schnitten durch Blutgefäße von Backendrüsen. Fixiert wurden die Gewebsstücke wiederum in 70% Alkohol und gefärbt nach der bereits in der ersten Arbeit bekannt gegebenen Methode.

Die Vergrößerung ist bei sämtlichen Photographien beider Tafeln die gleiche (etwa 3000fach). Ich wählte diese sehr starke Vergrößerung, um die einzelnen Formen dem Auge des Lithographen und damit auch dem Leser zugänglicher zu machen. Allerdings sind die Anforderungen, die in solchen Fällen an die photographische Aufnahme gestellt werden, ziemlich große. Die Objekte wurden bei etwa 1000facher Vergrößerung photographiert und die Negative alsdann vergrößert. Daß die letzteren außerordentlich scharf sein mußten, liegt auf der Hand und es kam vor, daß ich einzelne Präparate sechsmal photographierte, bis das Bild für weitere Zwecke ganz brauchbar war. Da die Expositionszeit volle 7 Minuten betrug, konnte es vorkommen, daß sich in dieser Zeit der Tubus des Mikroskopes um eine Idee verschob; oder die Einstellung des Instrumentes war, infolge Ermüdung der Augen, von Anfang an vielleicht nicht scharf genug, was natürlich in beiden Fällen zu neuen Aufnahmen zwang. Übrigens wird nur derjenige, der selbst schon mikroskopische Aufnahmen winzigster Dinge bei 1000facher Vergrößerung ausführte, die Schwierigkeiten ganz erkennen, die uns solche Arbeiten bringen, und nur er wird auch mein Bedürfnis verstehen, die zu photographierenden Objekte optisch möglichst scharf zu differenzieren. Eine Anzahl deutscher Forscher ist bereits im Besitze von Originalphotographien zu unsern Tafeln; sie bestätigten mir alle die große Schärfe und Deutlichkeit der Aufnahmen.

In Fig. 1, Taf. XII sehen wir eine ziemlich große Zahl von roten Blutkörperchen, von denen fast alle infiziert sind. Eine Schrumpfung der Erythrocyten durch die Fixierung ist, wie man sieht, nirgends eingetreten.

Ein Blutkörperchen (*a*), auf das ich schon S. 531 (Textfig. 2) hingewiesen, zeigt den Eindringling noch in seiner vollkommenen Gestalt. Diese Form ist uns auch in der Lymphe begegnet (Fig. 26) und stellt bekanntlich die Grundform der in der NICOLLEschen Nährlösung gezüchteten (kleinen) Geschöpfe vor (s. Fig. 59 *a—m*, Taf. II der ersten Arbeit und Fig. 27 und 28, Taf. XII der vorliegenden Abhandlung). Das Individuum besteht aus einem rundlichen »Köpfchen« und einem Schwänzchen. Das »Köpfchen« — der Kern — ist zwar auch im Blutkörperchen der Fig. 1 noch etwas stärker gefärbt, wie der Schwanz; aber schon in der Lymphe wird die Differenz größer, der Schwanzanhang färbt sich nach meiner Methode weniger gut (s. Fig. 26) und bei den Kulturgeschöpfen besitzt er fast gar keine cyanophile Reaktion mehr, sondern zeigt Affinität zu sauren Farbstoffen, wie das bei Organen (bzw. Organellen), welche der Bewegung dienen, gewöhnlich der Fall ist. Diese Änderung der Affinität zu Farbstoffen steht also im engsten Zusammenhang mit dem Wechsel in der physiologischen Rolle der Schwanzanhänge: Im Kondenswasser der NICOLLEschen Röhrchen und in der Blutflüssigkeit dienen sie in erster Linie der Bewegung, sind daher oxyphil (s. Fig. 27 und 28, Taf. XII); in der Aphthenlymphe ist die Bewegung des Schmarotzers offenbar noch nicht ergiebig und nach dem Eintritt des Parasiten in den Eryhtrocyten, oder nach dem Ankleben an denselben, hat das Bewegungsorgan seine Rolle ausgespielt. — Ich habe bereits in meiner ersten Arbeit betont, daß sich diese geschwänzten (spermoiden) Wesen in der Nährlösung mit außerordentlicher Geschwindigkeit bewegen[1]. »Den schwanzartigen ... Anhängsel hält STAUFFACHER für das Bewegungsorgan«, sagt FREI etwas ironisch in seiner Kritik (loc. cit. S. 675). Gewiß! ich »halte« ihn nicht nur dafür, ich habe dieses Bewegungsorgan genügend oft sogar in Aktion gesehen. Welche Funktion FREI diesem »Anhängsel« zuschreibt, hat er leider mitzuteilen unterlassen. Und wofür hält wohl FREI die Schwänze der spermoiden Geschöpfe, von denen wir oben (S. 531 u. 532) bei den Untersuchungen von BATTAGLIA, MATTES und GONDER Notiz genommen haben? BATTAGLIA macht in seiner Arbeit (loc. cit.) noch speziell darauf aufmerksam, »daß die spermoiden Formen (s. Textfig. 3) in seinen Frischpräparaten sehr lebhaft beweglich seien[2]. Will FREI vielleicht ausfindig machen, womit sie sich bewegen, wenn das nicht mit Hilfe ihrer Schwänze geschehen soll? Wozu dienen denn den Spermatozoiden ihre Schwänze? — Es ist geradezu bedauerlich, daß sich eine wissenschaftliche Diskussion heutzutage noch um solche Dinge drehen muß. —

---

[1] Auch SIEGEL betont, daß das Blut des Tieres im Initialfieber . . . zum Nachweis des Erregers vorzuziehen sei. J. SIEGEL, Neue Untersuchungen über die Ätiologie der Maul- und Klauenseuche. (Berl. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 27. 1911. Nr. 50.)

---

[1] Sich wirklich bewegen, nicht »sich bewegen sollen«, wie FREI ungläubig referiert (loc. cit. S. 675).

[2] Ebenso erwähnt MATTES (s. S. 61), daß sich bei allen seinen fünf Trypanosomenstämmen die kleinen rundlichen, mit Geißeln (oder Schwänzen!) ausgestatteten Formen sehr lebhaft bewegten.

Von der beschriebenen Grundform im Blutkörperchen α an finden wir in der Fig. 1, Taf. XII alle möglichen Übergänge bis zum geschlossenen Ring (s. Textfig. 22).

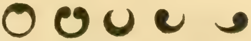


Fig. 22.

In Fig. 33 ist eine Form aus dem Blut photographiert, welche genau derjenigen im Erythrocyten α der Fig. 1 entspricht, aber nicht im Blutkörperchen steckt, sondern an den Trümmern eines solchen hängt. Das »Köpfchen« ist intensiv gefärbt, der Schwanz dagegen bedeutend heller, als in Fig. 1 — wie zu erwarten war. Die Differenz in der Färbung von Kopf und Schwanz entspricht etwa derjenigen in Fig. 26. Ich habe diesen Fall genau nach dem Präparat in Fig. 43 gezeichnet. Die Fig. 36, 42, 44 und 53 enthalten weitere Beispiele dieser Art; in Fig. 39 dagegen sehen wir zwei Geschöpfe, die frei in der Blutflüssigkeit schwimmen. —

Fig. 2 ist nicht weniger klar wie Fig. 1. Zunächst erkennen wir auch hier wieder (s. Blutkörperchen α) die bereits in Textfig. 5 abgebildete Grundform. Das Schwänzchen ist jedoch gegenüber der Form in Fig. 1 bedeutend verkürzt, was ja auch in den Fig. 12, 15, 20 α, 24 α usw. der Fall ist. — Bei γ und δ der Fig. 2 erblicken wir ähnliche Formen wie bei α; doch ist der Schwanzanhang bei γ stark sichelförmig gekrümmt. Durch Reduktion des Schwänzchens wird die vorher scharfe Abgrenzung zwischen den beiden Teilen des Geschöpfes undeutlich; sie kann schließlich ganz fehlen, so daß das Individuum aus einem einzigen Stück zu bestehen scheint, wie wir das sehr gut bei β in Fig. 2, an den beiden Schmarotzern des Blutkörperchens α in Fig. 16, in Fig. 22, Fig. 45 und 53 usf. sehen; die Parasiten, welche an der Peripherie des Blutkörperchens hängen, zeigen häufig dieses Aussehen. Aber auch bei denjenigen Schmarotzern, die der Oberfläche des Erythrocyten flach anliegen, ist die Differenzierung in Köpfchen und Schwänzchen meist verlorengegangen; auch hier verschmelzen diese Teile in eins, wie das Fig. 5 (Textfig. 23), Fig. 6 (Textfig. 24) usw. zeigen.

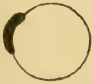


Fig. 23.

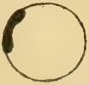


Fig. 24.

In Fig. 2, Taf. XII begegnet uns auch die Kugelform des Schmarotzers (Erythrocyt links und Mitte), die wir auch sonst im Blute sehr häufig antreffen, und zwar nicht nur in den Blutkörperchen, sondern auch im Serum (Textfig. 25); es ist dieselbe Form, die uns bereits im infizierten Gewebe und in der Lymphe durch ihr massenhaftes Vorkommen auffiel. Daß diese kugelige Form auch etwa ovale bis längliche Gestalt annehmen kann, wird uns nicht verwundern; dasselbe beobachten wir ja auch häufig im Gewebe. — Auch diese ovalen und länglichen Formen des Schmarotzers existieren nicht bloß in den Blutkörperchen, sondern auch in der Blutflüssigkeit (siehe Fig. 10, 13, 14, 20, 21 Taf. I in meiner ersten Arbeit).

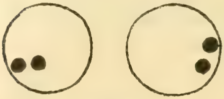


Fig. 25.

Damit haben wir uns neuerdings mit den hauptsächlichsten, immer wiederkehrenden Formen desjenigen Teils unsres Schmarotzers bekannt gemacht, den wir als den filtrierbaren zu bezeichnen pflegen. Wenn ich noch weitere Figuren anfüge, so geschieht dies nur deshalb, um zu zeigen, wie sich die bereits demonstrierten Formen immer wiederholen.

Gehen wir gleich zu Fig. 3 über. Auch diese Photographie läßt an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Es sind hier drei Blutkörperchen zu sehen. An dem Erythrocyten β hängen zwei Schmarotzer nahe beieinander wie Blutegel en miniature; zwei kugelförmige Insassen finden wir rechts nahe dem Rande und links steckt eine mehr längliche Form in der Peripherie. — An dem Blutkörperchen α sitzt zunächst außen ein Parasit, wie wir ihn in Fig. 2 β angetroffen haben; einer ist eingedrungen und beginnt sich einzurollen, deutlich unterscheiden wir jedoch noch Kopf- und Schwanzteil; auch die Kugelform des Erregers ist wieder vertreten.

Sehen wir vorläufig von der Doppelnatur des am Erythrocyten β der Fig. 3 hängenden Parasiten ab, so wiederholt sich dieser Fall in den Fig. 4, 10, 12, 20, 24 und 25. Besonders instruktiv sind die Blutkörperchen in Fig. 4, 10 und 20 α, weil hier der Schmarotzer, der am Erythrocyten hängt, wieder ganz deutlich die beiden Teile unterscheiden läßt, wie bei α in Fig. 1, nämlich das dunklere Köpfchen und den etwas helleren Schwanzanhang. Dasselbe läßt auch Fig. 8 (linker Rand des Blutkörperchens) erkennen, doch ist hier der Schwanz des Individuums stärker reduziert, wie z. B. in Fig. 20 α.

In den Fig. 11, 13, 16, 18, 25, 42 und 44 wiederholen sich diejenigen Fälle, wo der Parasit der Oberfläche des Blutkörperchens flach anliegt, während wir in den Fig. 7, 14, 19, 22 und 24 neben andern auch die sichelförmige Gestalt der Textfig. 26 erkennen, ebenso wie in Fig. 9, wo die deutliche Verdickung am Bogen des fast ganz eingerollten Individuums uns wieder an eine entsprechende Form der *Leishmania* erinnert (Textfig. 26*a*).

Aus Fig. 16 sind uns die Blutkörperchen α, β und γ bereits bekannt geworden: In der Peripherie von α stecken zwei Parasiten, wie bei β in Fig. 2. Kopf und Schwanz sind nicht mehr deutlich unterscheidbar, sondern fließen in einen kegelförmigen Körper zusammen. Bei dem untern dieser beiden Schmarotzer kann man ganz deutlich beobachten, wie das Ende, mit dem sich das Geschöpf an das Blutkörperchen anheftet, eine Verbreiterung erfährt — ein saugender Blutegel im kleinen. — In β und γ sehen wir teils flach der Oberfläche des Erythrocyten aufliegende, teils im Innern derselben sich einrollende Parasiten.

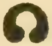


Fig. 26.

Fig. 26*a*.

Auf dem Blutkörperchen α der Fig. 21 liegt ein Individuum, das die Grundform so getreulich wiedergibt, wie wenn es direkt der Kulturflüssigkeit entstammen würde. Außerordentlich deutlich hebt sich das dunkler gefärbte, rundliche Köpfchen von dem helleren, hinten leicht gebogenen Schwanzanhang ab; der letztere enthält ferner noch ein Kügelchen, wie sie bei den Kulturformen ja häufig vorkommen. Vergleichen wir dieses Geschöpf mit den Kulturformen der Fig. 27, etwa mit dem ersten Individuum der dritten Reihe, so konstatieren wir tatsächlich Kongruenz. Ebenso interessant ist ein Vergleich von 21 α mit Fig. 26, der Form aus genuiner Lymphe; auch hier sehen wir vollständige Übereinstimmung in Form sowohl wie in Größe. — Zählen wir nun dazu noch die Beobachtung, daß beim Impfen der Nicolleschen Nährlösung mit Aphtheninhalt diese Geschöpfe der Fig. 1 α, 21 α und 26 oft schon innerhalb 24 Stunden millionenfach sich mit großer Geschwindigkeit zu tummeln beginnen, so liegt ein Tatsachen- und Vergleichsmaterial vor, wie wir es, glaube ich, nicht besser wünschen könnten. — Einige Blutkörperchen der Fig. 21 (unter ihnen auch das mit α bezeichnete) beherbergen auch die schwanzlose Kugelform des Schmarotzers. — Geschöpfe, wie wir sie in 1 α, 2 α, 3 β, 4, 10, 12, 16 γ, 20 α, 21 α und 25 angetroffen haben, finden wir endlich noch in 20 β und Fig. 24 α, β, γ.

Ich verzichte auf eine weitere Diskussion solcher und ähnlicher Fälle. Diese neue Auswahl von Microphotographien aus meinen Präparaten dürfte, so hoffe ich, jedem vorurteilsfreien Leser genügen. Ich habe mir die größte Mühe gegeben durch starke Vergrößerung der Formen diese so deutlich als möglich zu machen, so daß der Entscheid, ob hier Farbstoffniederschläge oder aber organisierte Wesen vorliegen, jedermann leicht fallen dürfte, auch demjenigen, auf den meine chemischen Argumente ihre Wirkung verfehlt haben sollten. Ich darf wohl annehmen, die Fabel von Fällungen in meinen Präparaten endgültig zerstört zu haben und erlaube mir bloß noch zu betonen, daß ich nach 25jähriger fast ununterbrochener Tätigkeit am Mikroskop mein Auge so geübt glaube, daß ich im mikroskopischen Gesichtsfeld eventuell vorhandene Niederschlagsbildungen erkenne, ohne daß sich jemand speziell die Mühe zu nehmen braucht, mich darauf aufmerksam zu machen. Auch stehen mir glücklicherweise diejenigen chemischen Kenntnisse — sowohl der Farbstoffe wie der Eiweißkörper — zu Gebote, die mich in den Stand setzen, Kunstprodukte in meinen Schnitten zum vornherein zu vermeiden. — Und jeder Leser, dessen Auge noch einigermaßen objektiv funktioniert, wird zugeben müssen, daß alle die oben beschriebenen Formen ohne weiteres ineinander übergehen. Der »Polymorphismus« ist hier so einfach zu erklären, daß ich faktisch nicht verstehe, wie man deswegen Schwierigkeiten konstruieren kann, besonders wenn wir noch in Betracht ziehen, wie im Reiche der Protozoen der Polymorphismus oft ganz andre Resultate zeitigt wie hier. —

Bei der genaueren Untersuchung des Blutes infizierter Tiere haben sich nun noch einige bemerkenswerte Punkte ergeben, auf die ich hier noch zu sprechen kommen möchte. — In erster Linie habe ich die Überzeugung gewonnen, daß sich der Schmarotzer im Blute ebenfalls zu vermehren vermag. (Es handelt sich, wie im vorhergehenden, immer um die kleine Form.) Früher nahm ich immer an, daß die Vermehrung unsres Zellschmarotzers ausschließlich in bestimmten Geweben erfolge; aber meine neueren Untersuchungen weisen darauf hin, daß dies auch im Blute, und zwar im Bereiche der Blutkörperchen geschieht. Zunächst fällt auf, daß die rundliche Form des Parasiten, wie wir oben sie erwähnt haben, in den Blutkörperchen häufig gepaart (diplococcenartig) auftreten (s. Fig. 2 links und in der Mitte, 3 β, Fig. 21, Fig. 30); es liegt nahe, anzunehmen, daß diese Paare aus einem einzigen Kügelchen entstanden sind. Diese kugelförmigen Schmarotzer (s. auch Fig. 54) treten ohne Zweifel aus den Erythrocyten ins Serum über. Ich bin nämlich überzeugt, daß in Fig. 8, 30 und in Fig. 31 und in vielen andern ähnlichen Fällen, die ich gesehen, Vorkommnisse vorliegen, wie sie uns Růžička in dem durch Hämosporidien infizierten Blut eines Frosches demonstriert[1]. Bei der Verfolgung des Austrittes der Parasiten aus der Blutscheibe machte dieser Forscher nämlich folgende Beobachtung: »Jedes heraustretende Hämosporidium zog, oft auf weite Strecken (zwei- bis dreimalige Länge des Blutkörperchens) hin, einen Faden gelblicher Farbe aus. Dieser Faden riß schließlich durch, als sich das Hämosporidium genügend weit entfernt hatte . . .« In ganz ähnlicher Weise ist nun auch in Fig. 8 und 31 der kugelförmige Schmarotzer durch einen Faden oder besser durch eine schmale Bahn mit dem Erythrocyten verbunden. Die Erscheinung ist nicht anders zu erklären, als durch die Annahme, der Parasit habe sich hier aus dem Blutkörperchen herausgedrängt und an der Stelle, wo dies geschah, die Substanz der Blutzelle eine Strecke weit mit sich fortgerissen[1]. — Sehr instruktiv in dieser Beziehung ist die Photographie der Fig. 30; in Fig. 40 habe ich diesen Fall noch einmal vergrößert gezeichnet. Wir finden hier aus dem Erythrocyten austretende Paarlinge, von denen das eine Individuum etwas größer ist als das andre. Deutlich erkennt man den Weg, den sie genommen, an dem Faden, den sie aus dem Körper der Blutzelle mit sich gerissen. Diese Bahn erweitert sich merklich nach außen, was auf ein unterdessen erfolgtes Wachstum der austretenden Körperchen schließen läßt. — Bis jetzt habe ich nur diese Kugelform des Schmarotzers aus den Blutkörperchen austreten sehen, wobei sich die Individuen in der Richtung, in welcher der Austritt erfolgt, nicht selten etwas verlängern. Andre Formen verließen das Innere der Erythrocyten, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht.

---

[1] Vladislav Růžička, Cytologische Untersuchungen über die roten Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXVII. 1905. S. 91.

---

[1] Das sind auch diejenigen Stadien des Schmarotzers, die ich oft scharenweise durch die Blutgefäßwandungen durchbrechen sehe (Fig. 26, Taf. I meiner ersten Arbeit), wobei die vorher rundlichen, geißellosen und vermutlich amöboiden Geschöpfe vielfach zu gestreckten Formen werden, die ebenfalls geißellos sind, wie wir es auch im Backendrüsengewebe gesehen haben. Wir sind nun zwar über die Infektion der Klauen noch nicht genügend orientiert; aber wenn auch ein Eintritt des Erregers durch die unverletzte Hufspalte des Rindes vielleicht nicht zu den Unmöglichkeiten gehört, so will mir doch scheinen, als ob die Infektion in den Klauen weit eher von der Blutbahn aus erfolge, deren riesiges Kapillarnetz hier eine Stauung des Schmarotzers und den dadurch bedingten Ausbruch in das Gewebe höchst wahrscheinlich macht. — Aus Battaglias Versuchen (loc. cit.) geht hervor, daß sogar unverletzte Schleimhäute dem Eindringen der Infektion (durch *Trypanosoma Brucei*) Widerstand leisten. »Ich konnte«, sagt dieser Forscher, »nie Tiere dadurch infizieren, daß ich mit ihrer gesunden Conjunctival- oder Scheidenschleimhaut ein an *Trypanosoma Brucei* reiches Blut in Berührung brachte, während die Infektion stattfand, sobald die Schleimhaut irgendwie verletzt wurde.« Dagegen berichtet allerdings Manteufel (Studien über die Trypanosomiasis der Ratten mit Berücksichtigung der Übertragung unter natürlichen Verhältnissen und der Immunität. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt. 1909. Bd. XXXIII. Heft 1. S. 46), daß es ihm gelungen sei, Ratten durch die mechanisch unverletzte Oberhaut mit *Trypanosoma lewisi* zu infizieren, indem er trypanosomenhaltiges Blut auf die ungeschorene Bauchhaut aufträufelte und dort eintrocknen ließ.

Auch die im Blute vorkommenden spermoiden Geschöpfe nehmen an der Vermehrung des Schmarotzers regen Anteil. Die frei im Serum schwimmenden Wesen zeigen in ihren Schwanzanhängen gelegentlich Kügelchen (s. Fig. 28, 42 und 46), wie wir sie bei den kultivierten Formen angetroffen haben; im Prinzip würde jedoch diese Fortpflanzung mit der oben angedeuteten Art der Vermehrung kugelförmiger, schwanzloser Blutkörpercheninsassen übereinstimmen. Etwas andres dagegen beobachten wir bei denjenigen dieser geschwänzten Geschöpfe, welche der Oberfläche der Blutkörperchen anhängen (s. Fig. 3 β, 23, 34, 35, 36, 38, 39). Auffallend häufig sind mir nämlich Fälle begegnet, in denen zwei Individuen ganz nahe beieinander am Erythrocyten saßen, und zwar so, daß die Köpfchen zwar getrennt waren, der Schwanzanhang aber beiden Wesen gemeinsam angehörte. Es findet also hier eine Längsteilung statt, die beim Köpfchen beginnt und dann auf den Schwanz übergreift. In den verschiedenen Fällen ist diese Trennung recht verschieden weit gediehen; während z. B. in den Fig. 3 β und 36 die Spaltung erst beginnt, ist sie in den Fig. 37 und 38 beinahe vollendet. Ich habe sogar Fälle angetroffen, wo auf diese Art nicht bloß eine Zwei-, sondern eine Dreiteilung eines Schmarotzers erfolgt (Fig. 39). — An mehreren Orten konnte ich ferner beobachten, wie diese Geschöpfe mit einer Art Saugfüßchen an den Blutkörperchen hingen wie in den Fig. 34 und 35. Die von mir gezeichnete Fig. 34 gibt in etwas vergrößertem Maßstab die Photographie der Fig. 29 möglichst getreu wieder. Deutlich sieht man diese saugfüßchenähnlichen Fortsätze an der Stelle verbreitert, wo sie sich an die Blutzellen anheften. Solche Erscheinungen erinnern uns unwillkürlich an die Gregarinen. — Daß in Fig. 35 zwei Saugfüßchen vorkommen, ist verständlich — das Geschöpf ist ja in Teilung begriffen —; auffallenderweise zeigt aber auch das ungeteilte Individuum der Fig. 34 doppelte Saugfüßchen: Voraussichtlich wird auch bei diesem Objekte bald Längsteilung erfolgen. Ich habe übrigens auch bei freilebenden, also nicht an Erythrocyten hängenden, spermoiden Formen Beobachtungen gemacht, und zwar in der kultivierten Lymphe sowohl wie im Blut, welche auf eine demnächst einsetzende Längsteilung hinzuweisen scheinen: Fig. 27 α ist ein solcher Fall aus der kultivierten Lymphe und die Fig. 50 und 51 repräsentieren zwei Fälle aus dem Blute, die ich sehr stark vergrößert gezeichnet, um die Details besser zeigen zu können. Auf einem gemeinsamen Schwanz sitzt ein doppeltes »Köpfchen«; schreitet der hier begonnene Vorgang gegen den Schwanzanhang hin fort, so müßten in der Tat Doppelformen entstehen, wie wir sie in den Fig. 3 β, 23 usw. angetroffen haben. — Wir konstatieren also beim filtrierbaren Teil unsres Erregers zwei Vermehrungsarten, Sporogonie und Schizogonie, genau so, wie das auch bei den großen Formen der Aphthomonas der Fall ist; denn auch bei den letzteren haben wir Zerfall in Sporen sowohl wie Längsteilung vorgefunden (s. erste Arbeit, S. 49—52).

So berichtet Nöller[1] über die Rattentrypanosomen, »daß nachgewiesen werden konnte, daß eine Vermehrung der Trypanosomen im Magenepithel des Hundeflohes erfolgt und daß die Trypanosomen bei 25 ° C normalerweise mindestens zwei, vielleicht noch mehr intracellulare Generationen durchmachen. Die infizierenden Stadien die mit den Fäces ausgeschieden werden, heften sich in großen Mengen im hintern Teil des Dünndarms und im Rectum fest, wo sie sich durch multiple Teilung und Zweiteilung vermehren . . .«

Thiroux[2] beschrieb 1910 eine bei *Crocodilus niloticus* beobachtete, bisher unbekannte Gregarine. »Er hatte nun Gelegenheit, bei einem andern Krokodil, das ebenfalls mit diesem Parasiten infiziert war, die Vermehrungsvorgänge der Hämogregarine näher zu studieren, und zwar erfolgt die Vermehrung durch Schizogonie und durch Sporogonie.«

Yakimoff und Kohl-Yakimoff[3] »fanden gelegentlich von Versuchen mit *Leishmania*-Parasiten an Hunden . . . bei der Sektion eines Hundes in der Leber, Milz, Lunge und im Knochenmark Parasiten, die sie als Toxoplasmen ansprechen. Die Parasiten lagen teils frei, teils in Leucocyten; sie vermehren sich auf zweierlei Weise . . .«

Ebenso gibt Wenyon[4] bei *Haemogregarina canis* an, »daß er die schon bei vielen Hämogregarinen nachgewiesene zweifache Art der Schizogonie auch bei dieser Form in Milz und Knochenmark gefunden habe.« —

---

[1] Nöller, W., Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe. (Arch. f. Protistenkunde. Bd. LII. 1912. S. 386.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIV. Referate. 1912. S. 488.

[2] Thiroux, A., Les formes de réproduction par schizogonie et sporogonie d'Hämogregarina Pettiti (Thiroux 1910) chez Croc. niloticus. (Bull. Soc. de Path. exot. T. IV. 1913. p. 327.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIX. Referate. 1914. S. 317.

[3] Yakimoff, W. L. et Kohl-Yakimoff Nina, Un cas de toxoplasmose canine en Allemagne. (Bull. Soc. de Pathol. exot. T. IV. 1911. p. 617.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. Referate. 1912. S. 132.

[4] Wenyon, C. M., Oriental sore in Bagdad etc. (Parasitology. Vol. IV. 1911. No. 3. p. 273.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. Referate. 1912. S. 120.

Gelegentlich erblicke ich in den Köpfchen der spermoiden Formen helle runde Stellen, an der Peripherie sowohl, wie im Zentrum (Fig. 39, 48, 49, 51); wahrscheinlich sind es Vacuolen. —

Außerordentlich häufig nisten sich die Schmarotzer, wie sich aus allen meinen Figuren ergibt, am Rande der Blutkörperchen ein; sie hängen und kleben dort der Oberfläche an oder stecken in der Blutzelle, wie die Nadel im Nadelkissen. Selbst diejenigen Individuen, die in die Erythrocyten eingedrungen sind, siedeln sich auffallend gerne peripher an und da, wo die Parasiten ganz im Innern zu liegen scheinen, wie an einigen Orten der Fig. 1, in 3 a, 9, 16 γ, 22, 25, 36, 41 usw., dürfen wir nicht vergessen, daß wir in diesen Fällen die zentrale Lage der Fremdkörper auch als eine Projektion der vielleicht doch in der äußersten Schicht liegenden Geschöpfe auf die Unterlage auffassen könnten; ich persönlich neige mehr und mehr dieser letzteren Auffassung zu. Auf alle Fälle aber ist die Zahl der randständig sich ansiedelnden Schmarotzer viel größer wie diejenige der ins Innere der Erythrocyten eindringenden. — Die Malariaparasiten sollen — nach Rowley-Lawson — nur der Oberfläche des Blutkörperchens anhaften und nicht in seinem Innern liegen[1]. —

Die Frage, in welcher Weise der Schmarotzer die Blutkörperchen schädigt, ist noch nicht entschieden. In meiner ersten Arbeit glaubte ich die Ansicht vertreten zu sollen, daß er es auf das Hämoglobin abgesehen habe; auffallend aber ist auch, daß nach dem Befall des Erythrocyten durch den Erreger die Granulationen der Blutzellen verschwinden. Ich werde diesem Punkt weiter Beachtung schenken[2].

Endlich soll noch die Färbung der spermoiden Form, speziell ihres Schwanzanhanges, genauer diskutiert werden. — Die Organellen und Organe, welche der Bewegung dienen, sind nämlich in ihrer Grundsubstanz, wie oben bereits betont, immer oxyphil, d. h. sie haben Affinitität zu sauren Farbstoffen. Ob wir die Wimpern eines Infusors, den Achsenfaden eines Vorticellenstiels, die Geißeln eines Flagellates; den Flimmerbesatz in den Kiemen der Muscheln, den Schwanz eines Spermatozoids oder endlich eine Muskelfaser in geeigneten heterogenen Farbstoffgemischen färben, überall finden wir dieselbe Erscheinung: Aufspeicherung der sauren Komponente in den aktiv beweglichen Teilen des Organismus. Oxyphil ist bereits das mit den Eigenschaften der Reizbarkeit und Kontraktilität ausgestattete Protoplasma. So sind auch die Spindelfasern der Kernteilungsfiguren durchaus oxyphil. Nie zeigt basophiles Material Eigenbewegung, verändert es trotzdem seinen Ort oder seine Form, so geschieht dies rein passiv im Strom seines Rezeptors und Erzeugers, also der ihm konformen oxyphilen Grundsubstanz. Ich habe bereits in meiner Arbeit »Zellstudien. I. Bemerkungen zu den Methoden moderner Zellforschung«[1] S. 415 auf diese fundamentale Erscheinung hingewiesen und werde in einer demnächst erscheinenden Abhandlung über den Nucleolus und seine Beziehung zur Spindelbildung noch einmal darauf zu sprechen kommen.

---

[1] Rowley-Lawson, Mary, A stage in the migration of the adult tertian malarial parasite etc. (Journ. of experim. Med. Vol. XIX. 1914. p. 450.)

[2] Es will mir scheinen, als ob sich die Granulationen der roten Blutkörperchen unter der Einwirkung des Schmarotzers verflüssigen; vielleicht ist die kleine Wolke cyanophiler Substanz vor dem Schmarotzer in Fig. 45 so zu erklären. Jedenfalls ist es merkwürdig, daß sich die Scheiben der Erythrocyten in meinen Farbstoffen anders färben, nachdem der Schmarotzer von ihnen Besitz genommen hat.

Färben wir nun die spermoiden Formen unserer Kulturen in Säurefuchsin, so nimmt der ganze Microorganismus den sauren Farbstoff auf. Der Schwanz färbt sich also, wie erwartet werden mußte, tatsächlich rot; seine Grundsubstanz ist also oxyphil. Nun gibt es natürlich auch unter diesen winzigen Geschöpfen wieder größere und kleinere Individuen; die größeren färben ihre Köpfchen bedeutend dunkler, als den Schwanz, während bei den kleinsten Wesen diese Differenz nicht so auffallend ist. Dunkelrot färben sich ferner auch die Kügelchen, die sich im Schwanzanhang hinter dem Köpfchen eventuell bilden. Ich habe in Fig. 27, Taf. XII eine Anzahl größerer und kleinerer Geschöpfe der spermoiden Form des Virus aus einer Kultur in Säurefuchsin gefärbt, abgebildet und möchte nur noch bemerken, daß die Länge der Schwänze im allgemeinen vielleicht noch etwas bedeutender ist, wie ich sie anfänglich gesehen habe.

Gestützt auf die soeben notierte Beobachtung, gelang mir nachträglich die morphologische Differenzierung, auch bei den im Blute frei vorkommenden spermoiden Formen noch besser wie früher. Färbt man längere Zeit mit der Säurefuchsinlösung vor und läßt nachher das Ehrlichsche Fuchsin-Methylenblau nur kurz einwirken, so kann man die Köpfchen blau, die Schwänze aber schön rot gefärbt sehen. In

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIX. Heft 3. 1914.

Fig. 28 sind einige dieser Individuen aus dem Blute auf die genannte Art differenziert, abgebildet. Da ich, wie schon hervorgehoben, bis jetzt vornehmlich die Bedürfnisse der Microphotographie zu befriedigen gezwungen war, mußte ich, um die kleinen Wesen optisch möglichst scharf hervorzuheben, auf derartige Differenzierungen verzichten; ich färbte daher die Präparate so lange mit Fuchsin-Methylenblau nach, bis auch die normal ausgebildeten Schwanzanhänge Blaufärbung zeigten. Immerhin erkennt man in meinen Präparaten auch so noch, daß Köpfchen und Schwanz der freien spermoiden Formen nicht ganz die gleichen chemischen Bedürfnisse zeigen, da ersteres, wie früher schon betont wurde, erheblich dunkler ist wie der Schwanzanhang (Fig. 1 *a*, 21 *a*, 24 *a*, 33 und Fig. 26 der vorliegenden Abhandlung; vgl. dazu auch Fig. 6 *a*, 6 *c* usw. meiner ersten Arbeit). —

Daß sich die Köpfchen und Schwanzkügelchen der spermoiden Form der Erreger in Fuchsin-Methylenblau cyanophil verhalten, dürfte nicht wundernehmen, da sie Kernsubstanz, also basophiles Material enthalten. Aber warum reagiert auch das Bewegungsorgan in Fuchsin-Methylenblau cyanophil? — Zur Erklärung dieses Phänomens muß ich darauf hinweisen, daß es bereits eine Eigentümlichkeit des Uroxychromatins, also der nucleolaren Substanz ist, trotz ihrer ausgesprochenen Oxyphilie sich auch cyanophil zu verhalten. Nucleolen von tierischen Eiern z. B.[1] färben sich in Ehrlichs Fuchsin-Metylenblau entweder auf der ganzen Fläche tiefblau, oder gewisse Partien sind tiefblau, die andern hellblau, je nach dem Entwicklungsstadium der Eier. *Zygaena*, *Lygaeus*, *Thelephorus*, *Procris* usw., die ich in der letzten Zeit für meine Zellstudien genauer untersuchte, tingieren die persistierenden Nucleolen ihrer Ureier tiefblau; selbst die Kernkörperchen der reifen Eier (also unmittelbar vor der Richtungsspindelbildung) von *Zygaena* z. B. nehmen noch auf der ganzen Fläche Blaufärbung an, während sie in Ehrlich-Biondis Gemisch selbstverständlich ganz und gar rot erscheinen. Auch die Spindel bei den Reifungsteilungen des *Zygaena*-Eies (und höchstwahrscheinlich bei allen Teilungen im Tier- und Pflanzenreich) ist in Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau sehr schön blau färbbar; selbst die Schwänze der Spermatozoiden, die doch ausschließlich der Bewegung dienen, verhalten sich gelegentlich noch (schwach) cyanophil. — Diese Tatsache — das cyanophile Verhalten des nucleolaren Materials —

---

[1] Dieses cyanophile Verhalten der Nucleolen ist überall, im Tier- und Pflanzenreich, zu konstatieren, und zwar nicht nur in den Kernen generativer, sondern auch (und erst recht) in denjenigen vegetativer Zellen.

die leicht kontrolliert werden kann, steht zweifellos mit der fundamentalen Eigenschaft nucleolarer (also oxyphiler !) Substanz im Zusammenhang, basophiles Material zu erzeugen[1].

Nach dem Gesagten dürfte es nun nicht mehr überraschen, das Bewegunsorgan unsrer kleinen Formen, dessen Grundsubstanz ebenso wie die Schwänze der Spermatozoiden, die Spindelfasern der Kernteilungsfiguren usw. oxychromatisch ist, cyanophil reagieren zu sehen, da sie ja selbst cyanophile Elemente erzeugt. Allerdings sind die Schwanzanhänge — wie zu erwarten ist — nicht unter allen Bedingungen gleich stark cyanophil: Bei den Geschöpfen der Kultur ist diese Reaktion sehr schwach, weil die Bewegungsorgane in Funktion sind; in der Lymphe und bei den freien Formen des Blutes ist sie schon deutlicher, bei den schmarotzenden Wesen ausgesprochen vorhanden. Die Schwänze der spermoiden Formen der Kultur verhalten sich also in dieser Beziehung ganz ähnlich wie diejenigen tierischer Spermatozoiden.

Auch die Schwänze der großen Formen meiner Aphthomonas (eigentlich können wir nur beim *A*-Typus von Schwänzen sprechen) verhalten sich durchaus cyanophil, weil sie, als Teil des Körpers, wie dieser die Eigentümlichkeit haben, sich chromidial aufzulösen. Das unterscheidet sie auch chemisch scharf von den wirklichen Geißeln, die sich ausschließlich oxyphil verhalten müssen. —

Noch bevor meine erste Arbeit im Drucke erschien, publizierte ZSCHOKKE-Zürich im »Schweizer Archiv f. Tierheilkunde«. Bd. LVII. 4. Heft (»Zur Frage der Entdeckung des Maul- und Klauenseucheerregers«) seine persönlichen Meinungen über meine Forschung[2]. Er stützt sich hierbei auf einen Besuch in meinem Laboratorium, der 2 Stunden dauerte. Da es sich in der Publikation Zschokkes, wie

---

[1] HCH. STAUFFACHER, Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. Heft 1. 1910.

[2] Für meine Begriffe recht seltsam ist die Art, wie ZSCHOKKE seine Betrachtungen eröffnet. Er stellt mich quasi seinen Tierärzten vor und ergeht sich hierbei in persönlichen Qualifikationen, wobei für mich wenigstens in Chemie und Physik eine gute Note abfällt. Ich weiß jedoch nicht, was ZSCHOKKE berechtigt, Zeugnisse in diesen Disziplinen auszustellen angesichts des Umstandes, daß ich bereits seit 20 Jahren Chemie und physikalische Chemie lehre und mit Rücksicht darauf, daß gerade die exakten Naturwissenschaften in der jüngsten Zeit derartige Umwälzungen erfuhren, daß ein Student, der noch anfangs der neunziger Jahre Physik und Chemie studierte, diese Gebiete jetzt an den verschiedensten Stellen völlig umlernen müßte. Ich kann daher das mir gespendete Lob von dieser Instanz nicht akzeptieren. Aber »meines Erachtens hat STAUFFACHER keinen

---

medizinischen Studiengang passiert« bemerkt Z. weiter. Nun, um dieses »Erachten« kümmert sich doch kein Mensch; »meines Wissens« hat Z. wohl sagen wollen. Aber dieses Wissen hätte ein Loch; denn wenn Z. — um nur ein nächstliegendes Beispiel heranzuziehen — die »Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere« seines letzthin verstorbenen Kollegen A. Lang-Zürich nachschlagen wollte, so würde er dort schon auf embryologische Arbeiten von mir stoßen. — Ich gestehe zwar ein, daß ich mich drüben, bei den physikalischen Konstanten und den mathematischen Formulierungen auf chemisch-physikalischem Gebiet momentan wohler fühle, wie auf dem Boden, wo persönliche Meinungen ausschlaggebend sind (s. Hch. Stauffacher, Zellstudien I. Bemerkungen zu den Methoden moderner Zellforschung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIX. 1914) und wilde Spekulationen weit über die durch die vorhandenen Tatsachen gesteckten Grenzen hinübergreifen. Man sehe sich beispielsweise nur in den Vererbungstheorien um, wo gegenwärtig die Wasser des Redestroms nachgerade uferlos zu fließen drohen und wo man sich den Kopf darüber zerbricht, wie die Erblichkeitsmerkmale übertragen werden, ohne selbst die substantielle Grundlage derselben zu kennen; denn das »Chromatin«, auf das man sich immer zu berufen pflegt, ist sicherlich nicht der Sitz jener Merkmale. — Zschokke will offenbar dadurch, daß er den Vertreter der exakten Naturwissenschaften in mir gegen den Biologen ausspielt, meine Qualifikation für solche Untersuchungen, wie die vorliegende, bei den Tierärzten in Frage stellen und sachte mahnen: »Schuster, bleib' bei deinem Leisten.« Im Gegensatz dazu bekennt E. von Meyer in seinem Werke Chemie (»Die Kultur der Gegenwart«): »Die erfolgreichen Kämpfe (der neueren Naturwissenschaften gegen den an den Universitäten zäh festgehaltenen Formalismus der alten Scholastik und dem auf Aristoteles und kirchlichen Satzungen aufgebauten, verknöcherten Lehrbetrieb) gingen — was sehr bemerkenswert ist — meist von Männern aus, die nicht solchen Lehrstätten angehörten; man denke an die Leistungen eines Boyle, Jungius, Cavendish, Scheele, (Priestley), Lavoisier.« Und wie leicht ließe sich dieses Beispiel um ein Dutzend weitere, nicht minder eklatante, vermehren! Man sieht, wie hier die Geschichte der Naturforschung wieder gründlich im Stiche läßt. Zudem kommt Zschokke mit seinem Kollegen Frei in Kollision. In einem Zürcher Rathausvortrag »Probleme der tierärztlichen Seuchenforschung« (Schweizer Archiv f. Tierheilkunde. Bd. LVIII. 1. Heft) sagt nämlich Frei wörtlich: »Die sogenannten ultravisibeln Mikroorganismen werden, auch wenn sie in der Größenordnung nicht von den bis jetzt bekannten Zellen abweichen, erst gut sichtbar, wenn es gelingt, sie zu färben. Nun färben sich zwar im allgemeinen die Zellen der Tiere und Pflanzen, auch die meisten einzelligen Lebewesen mit unsern gebräuchlichen Farbstoffen recht gut und man könnte erwarten, daß wohl auch die unbekannten, wenn sie in ihren Körpermaßen nicht erheblich von dem Durchschnitt abweichen sollten, auf diese Weise sichtbar gemacht werden könnten. Hierzu ist aber zu bemerken, daß gerade unter den Krankheitserregern einige sind, die sich nicht mit den gewöhnlichen, sondern nur mit Hilfe ganz besonderer Färbemethoden färben lassen ... Hier sind also die Probleme der tierärztlichen Seuchenforschung Progesagt, lediglich um den Ausdruck seiner persönlichen Meinung handelt, so kann ich mich in der Entgegnung kurz fassen, um so mehr, als die Interpretation der vorliegenden Tatsachen durch uns eine grundverschiedene ist[1] und nichts imstande wäre, die himmelweiten Differenzen zwischen unsern Gesichtspunkten auszugleichen[2]. Als Beleg hierfür wähle ich einen Satz aus ZSCHOKKES Artikel aus. Es heißt dort (loc. cit., S. 171):

»... Auch bei dieser Kultur bestand, mit Ausnahme der Kugelpilze, keine Übereinstimmung der Formen mit jenen Körnermassen[3], wie sie die Schnitte enthalten. Während in diesen außer den runden Gebilden namentlich mondsichel- und kreisförmige Gestalten auffielen und Stäbchen, Streptococcen und Spirochäten fehlten, boten die Kulturen wohl die letzteren, dagegen keine sichel- und ringförmigen Geschöpfe. Und wenn nun auch zuzugeben ist, daß die künstlichen Zuchten nicht immer Produkte zeitigen, welche auch im Aussehen denjenigen entsprechen, welche als Schmarotzer bekannt sind, so bestehen doch auch keine zwingenden Gründe dafür, nun hier die Kulturen und Gewebseinschlüsse als identisch zu erklären.«

Also »Kugelpilze« nennt ZSCHOKKE die Formen in den Blutkörperchen der Fig. 1 α, 2 α, 3 β, 4, 10, 12, 21 α, 24 α usw., der Fig. 26 (genuine Lymphe) und der Fig. 27 und 28 nebst den entsprechenden Gebilden der ersten Arbeit. Aber in seinen Augen sind es doch wenigstens Geschöpfe, organisierte Wesen, nicht Farbstoffniederschläge, wie bei FREI. Das ist immerhin etwas und beweist, daß meine Gegner unter sich selbst in prinzipiellen Dingen uneins sind. Und für seinen privaten Gebrauch mag ZSCHOKKE diese Dinge schließlich

---

bleme der physikalischen Chemie.« Nach FREI wäre ich daher als Vertreter der physikalischen Chemie geradezu prädisponiert für Forschungen auf dem Gebiet der ultravisibeln Erreger, während mir ZSCHOKKE meine Vorliebe für dieses Fach zum Vorwurf machen möchte. Was müßte ich wohl sein, damit alle Kritiker an mir ein Wohlgefallen fänden? Doch genug hiervon. Ich muß darauf verzichten, an einer wissenschaftlichen Diskussion weiter teilzunehmen, die sich in persönlichen Qualifikationen des Gegners ergeht und ich blicke heute noch (und jetzt erst recht) mit Bewunderung auf den großen Streit zwischen BERTHOLLET und seinem Landsmanne PROUST in den Jahren 1800—08, der in jeder Beziehung, also auch formell, als klassisch bezeichnet werden muß, weil er streng objektiv geführt wurde.

[1] Beim Besuche Professor ZSCHOKKES in meinem Laboratorium war dies jedoch keineswegs der Fall.

[2] Die Angabe KALLERTS (Centralbl. f. Bakter. 1. Abt. Ref. Bd. 65, 1917, S. 15), meine Schnittpräparate und Kulturen seien nachgeprüft worden, ist unwahr.

[3] Von mir gesperrt. STAUFFACHER.

taufen, wie er will, »Kugelpilze«, »einseitig geschwänzte Bacterien« oder wie immer, das kann mir gleichgültig sein. Zu Zwecken der Publikation aber bestreite ich ihm das Recht, darüber zu verfügen; hier möchte ich ebenfalls mitsprechen. Und nun sage ich: Es ist eine unerhörte Mystifikation, die sich mein Gegner mit jener Bezeichnung erlaubte. Darüber dürfte auch beim objektiven Leser, der meine Abhandlungen studiert und mit den Belegen vergleicht, kein Zweifel mehr bestehen. Aber ich kann mir sehr gut vorstellen, welches Unheil jenes Wort allein bereits in weiteren Kreisen angerichtet hat und welche fast unausrottbaren Vorurteile gegen mich und meine Forschungen dadurch verschiedenorts wachgerufen werden mußten; ich verstehe, wie ein Teil der tierärztlichen Presse geradezu mit Geringschätzung von meinen Untersuchungen sprechen durfte. Ich lege daher vor der wissenschaftlichen Welt Protest ein gegen eine solche Behandlung von Tatsachen, welche nicht nur diese, sondern mich selbst zu diskreditieren geeignet sind. — Wenn ZSCHOKKE die in Frage stehenden Wesen als »Kugelpilze« glaubt bezeichnen zu dürfen, dann kann er ruhig irgendein tierisches Spermatozoid, dem jene Formen ja ähnlich sind, auch »Kugelpilz« nennen. Und was sagt ZSCHOKKE zu den spermoiden Formen, von denen uns BATTAGLIA, MATTES und GONDER (s. S. 21 u. 22) berichten? Will er sich diese Dinge — besonders die Gebilde von MATTES und GONDER — nicht einmal etwas genauer ansehen? Er wird dann zu seiner eignen Bestürzung konstatieren müssen, daß seine »Kugelpilze« auch bei Trypanosomiasis und beim Ostküstenfieber der Rinder auftauchen. Ist das nicht außerordentlich merkwürdig?

Schon in meiner ersten Arbeit habe ich auf die wichtigen und außerordentlich interessanten Arbeiten PFEIFFERS und GRUGELS hingewiesen. Diese Forscher melden bekanntlich, daß in ihren Nährlösungen zahllose, kleine, kugelige Gebilde enthalten waren, die lebhaft tanzende und kreisende Bewegungen ausführten. Ich zweifle jetzt so wenig wie früher daran, daß diese Wesen mit den Geschöpfen in meinen Kulturen (s. Fig. 27) identisch sind und es ist im Interesse des Problems sowohl wie der beiden Forscher zu bedauern, daß sie nicht wenigstens Färbungsversuche mit den lebhaft sich bewegenden Gebilden anstellten: Die Bewegungsorgane jener Kügelchen wären ihnen sicher nicht entgangen[1]. Will ZSCHOKKE die Gebilde dieser Forscher auch als »Kugelpilze« bezeichnen, trotzdem »die Kolbeninhalte frei von verunreinigenden Keimen waren und die gebräuchlichen Nährböden für Bacterien versagten«? Oder will er sie lieber »oscillierende Coccen« nennen? Es wäre wenigstens konsequent, und die Gebilde, die uns PFEIFFER schildert, waren ja in der Tat »Kügelchen«, so, wie es die Köpfchen meiner Formen auch sind.

---

[1] Wie aus ihrem Bericht hervorgeht, haben PFEIFFER und GRUGEL nur aus Aphthenlymphe, Blut, Sekreten und Exkreten der an Maul- und Klauenseuche erkrankten Tiere gefärbte Präparate hergestellt, während sie in den Kulturflüssigkeiten »mit Hilfe starker Vergrößerungen und unter Benützung der Dunkel-

Die Lehre vom »Kugelpilz« gibt dann natürlich ZSCHOKKE gewissermaßen ein Recht, von »üppiger Vegetation« in meinen Kulturen zu sprechen und es verschlägt ja nichts mehr, wenn er gleich alle zusammennimmt, trotzdem er nur eine gesehen hat, so wenig es ausmacht, wenn er schreibt, STAUFFACHER hätte »in cytologischen Fragen sehr schöne und bemerkenswerte Arbeiten geliefert«, trotzdem er nur eine einzige kennt. — Aber das Schicksal der »Kugelpilze« verschlingt auch den »Garten, den ZSCHOKKE mit jenen Gewächsen glaubte bepflanzen zu können; wir wissen ja jetzt genau, was mit den »Kugelpilzen« bezweckt werden sollte und daher wird auch die ominöse Bezeichnung »üppige Vegetation« ihre beabsichtigte Wirkung auf den vorurteilsfreien Leser verlieren. —

»Körner« nennt ZSCHOKKE jene Kügelchen mit und ohne Spitzchen und Schwänzchen, wie sie bereits v. BETEGH gesehen hat und wie sie in Gewebsschnitten und Blutkörperchen sowohl, wie in der genuinen Lymphe vorkommen.

Damit konstatieren wir den zweiten Fall von Mystifikation in der Abhandlung ZSCHOKKES, der dem ersten krassen Beispiel von den »Kugelpilzen« würdig an die Seite tritt. Und der Effekt wird beim Leser ursprünglich auch annähernd derselbe gewesen sein wie dort: Alles andre eher, als Vertrauen in meine mikroskopische Tätigkeit. Es berührt eigentümlich, wenn wir sehen, wie derselbe Kritiker unmittelbar vorher meine Leistungen am Mikroskop glaubte in ein helles Licht stellen zu sollen. — Was versteht denn nun ZSCHOKKE eigentlich unter seinen »Körnern«? Vermutlich ein undefinierbares »Etwas« unbekannter Herkunft, das zum Leben zu erwecken ein Ding der Unmöglichkeit ist[1]. Also nicht einmal den Rang von Niederschlägen dürfen

---

feldbeleuchtung« Gebilde nachzuweisen suchten, welche die Erreger der Seuche sein konnten. (Berliner tierärztl. Wochenschrift. Jahrg. 29. 1913. Nr. 6. S. 101.)

[1] Korn oder Körner setzt in unserm Sprachgebrauch etwas Festes, sogar Hartes voraus. Auch in der Histologie bedienen wir uns des Wortes in diesem Sinn. So bezeichnen wir z. B. die stark glänzenden Kügelchen, welche in der dem Stratum mucosum zunächst gelegenen Zellschicht des Stratum corneum (unsrer Cutis) vorkommen, tatsächlich als Körnchen (Keratinkörnchen), weil sie durch Verhornung eines Teils des Zellprotoplasmas entstehen.

sie beanspruchen, denn ZSCHOKKE spricht sie nicht etwa klar als Fällungsprodukte an; aber man hat doch das Gefühl, als beschleiche ihn im Innersten die Reue, seinerzeit an der Versammlung der thurgauischen Tierärzte in Frauenfeld öffentlich das Bekenntnis abgelegt zu haben, daß er die von mir namhaft gemachten Gebilde nicht mehr als Fällungserscheinungen betrachte. Auch als Sekretkügelchen oder -tröpfchen will sie ZSCHOKKE, wie aus der Benennung hervorgeht, nicht aufgefaßt wissen. Und doch ließe sich das hören, solange wir uns wenigstens im Bereiche der Drüsen aufhalten. Ich habe ja wiederholt zugegeben, daß der Forscher hier äußerst vorsichtig operieren müsse und daß nur genaue Sichtung und ausgedehnte Vergleichungen vor Irrtümern bewahren können; aus diesem Grunde habe ich schließlich auch der Untersuchung des Blutes vor derjenigen der Backendrüsen den Vorzug gegeben. Und ich gäbe ZSCHOKKE gegenüber noch mehr zu: Solange jene Kügelchen nicht wirklich leben, also Eigenbewegung annehmen, könnte man in guten Treuen über ihre wahre Natur und Provenienz immer noch getrennter Meinung sein, selbst dann, wenn man etwa Spitzchen und Schwänzchen an ihnen bemerken sollte; über bloße Verdachtsmomente kämen wir nicht hinaus. Ich glaube im ersten Abschnitt dieser Arbeit erneut und mit genügendem Nachdruck auf diesen Umstand hingewiesen zu haben.

Ebenso hätte schließlich der Einwand, die in Frage stehenden Gebilde seien Granulationen — vorläufig wenigstens — einen Sinn gehabt, und zwar nicht nur hinsichtlich der Gewebsschnitte, sondern auch mit Rücksicht auf die Blutkörperchen. Davon hätte eine wissenschaftliche Diskussion sicherlich Notiz nehmen müssen. Aber mit ZSCHOKKES »Körnern« läßt sich absolut nichts anfangen; sie lassen sich nicht fassen und man weiß nicht, ob der Stoff oder die Form dieser Dinge verdächtiger sein soll. Und so stellt sich denn jedermann unter diesen Bildungen vor, was er kann und mag; daß er sie nicht als Erreger anspricht, dafür bürgt schon sicher die Bezeichnung. Eine vollkommenere Mystifikation könnte ich mir wahrhaftig nicht denken.

Nun nehmen aber in NICOLLEscher Nährlösung jene Kügelchen tatsächlich Bewegung an, und zwar nicht nur »Molecülar«- oder »oscillierende« Bewegung, sondern sie bilden lange Schwänze aus und bewegen sich pfeilschnell, »ein Chaos von Geschöpfen in stürmendem Durcheinander«, wie sich ZSCHOKKE ausdrückt. Aus den »Körnern« sind nun die »Kugelpilze« entstanden, welche »stürmisches« Leben zeigen. Also können wir auch über die wahre Natur der »Körner« nicht mehr im Zweifel sein. Es ist gewiß nicht meine Schuld, wenn jene behenden Geschöpfe nicht mehr militärischen Drill besitzen, um in Reih und Glied marschieren zu können.

Von »Körner«-Massen spricht ZSCHOKKE. Diesmal ist das Ziel des Angriffes klar in Sicht: Es scheint die Zahl zu denken zu geben. Aber spricht denn nicht alles, was wir bis jetzt über die Maul- und Klauenseuche wissen, dafür, daß der Erreger in ungeheuren Mengen vorhanden sein muß? Berichten denn nicht auch PFEIFFER und GRUGEL von zahllosen Gebilden, welche sich in ihrer Nährlösung tummelten? Was würde man mir sagen, wenn ich ein Dutzend von Wesen bloß aufzuzeigen vermöchte, von denen ich annähme, sie repräsentierten den Erreger? »Die fällen in der kurzen Zeit keinen Stier«, wäre die gewiß berechtigte Antwort. Man öffne doch eine Aphthe und impfe den Inhalt in die NICOLLEsche Nährflüssigkeit: Innerhalb zweimal 24 Stunden wird der Zweifler darüber belehrt sein, ob der Erreger in Massen vorhanden ist oder nicht[1]. —

»Mit Ausnahme der ‚Kugelpilze‘ bestand keine Übereinstimmung der Formen (der Kultur) mit jenen Körnermassen, wie sie die Schnitte enthalten«, behauptet ZSCHOKKE.

Er bestätigt also zunächst, daß eine Übereinstimmung bestehe zwischen den »Körnern« und den »Kugelpilzen«, wie ich sie soeben hervorgehoben habe. Es ist das ein Zugeständnis, das wir uns merken wollen. Da nun in den Reinkulturen, wie bereits in meiner ersten Arbeit hervorgehoben wurde, neben den großen Geschöpfen keine andern Formen vorkommen, wie die in Fig. 27 der vorliegenden und Fig. 59 der ersten Arbeit abgebildeten, von ZSCHOKKE »Kugelpilze« getauften Individuen, so brauche ich auch weiter nach keinen andern Übereinstimmungen zu suchen. ZSCHOKKE dagegen vermißt, wie wir gehört, in der Kultur die sichel- und ringförmigen Wesen. Das ist nun aber durchaus nichts Merkwürdiges; dagegen beweist mir diese Bemerkung meines Gegners, daß er die ihm seinerzeit gegebenen Erklärungen nicht verstanden hat oder sie absichtlich ignoriert. — Wenn auch die Gewebsschnitte die eingerollten Wesen nicht ganz entbehren, so treten diese doch vorzugsweise in den roten Blutkörperchen auf. Wir haben wiederum darauf hingewiesen, daß die eigentümliche Einrollung der spermoiden Geschöpfe eigentlich erst nach ihrem Eindringen in den Erythrocyten erfolgt. Ob damit eine Degeneration des Parasiten eingeleitet ist, wie bei den entsprechenden Formen der *Leishmania* in den Phagocyten nach MARCHAND und LEDINGHAM, wage ich vorderhand noch nicht zu entscheiden; unmöglich wäre das nicht, besonders wenn wir uns daran erinnern, daß auch unser Schmarotzer kein ausgesprochener Blutparasit, sondern ein Gewebs- bzw. Zellenparasit ist. Anderseits aber ist nicht zu vergessen, daß dort — bei *Leishmania* — die Degeneration auf Phagocytose zurückgeführt werden könnte, während das in unserm Falle nicht zutreffen würde. Es wäre daher auch möglich, daß die in die Blutkörperchen eingedrungenen Formen der Aphthomonas sich in irgendeiner mir noch unbekannten Weise an der Vermehrung des Parasiten beteiligten, ähnlich wie die Tropenringe der Malaria, und daß aus ihnen die kugeligen Schmarotzer hervorgingen, die ich so oft aus den Erythrocyten in die Blutflüssigkeit übertreten sehe (s. oben)[1]. Auf keinen Fall habe ich je eine sichel- oder eingerollte Form das Blutkörperchen verlassen sehen und ich halte das nach allem, was wir nunmehr über unsern Schmarotzer wissen, für ausgeschlossen[2]. Daraus erklärt sich doch ohne weiteres das Fehlen jener Stadien in meinen Kulturen: So wenig wie die Tropenringe von Plasmodium in den BASSschen Kulturen frei auftreten werden, so wenig können wir die in den Erythrocyten eingerollten Formen des Erregers der Aphthenseuche in der NICOLLEschen Nährflüssigkeit erwarten. Diese Überlegungen wurden ZSCHOKKE bei seinem Besuche nicht verschwiegen und er erhob gegen solche Argumentationen damals keine Einsprache. —

---

[1] Ich hätte nie geglaubt, daß sich heutzutage noch jemand über die große Zahl der Individuen eines Parasiten und speziell des Erregers der Maul- und Klauenseuche verwundern könnte. Aber da das Selbstverständlichste bekrittelt wird, sobald es nur einigermaßen zu meinen Gunsten spricht, können wir ja bei andern Forschern anfragen.

DOFLEIN (Protozoenkunde 1909, S. 262) sagt: »Vor allen Dingen pflegt aber bei den Parasiten die Fruchtbarkeit auf das Ungeheuerlichste gesteigert zu sein.«

G. VIANNA (s. Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LV. Referate. 1912. S. 74) berichtet, daß in den Herzmuskelzellen ungeheure Parasitenmengen (von *Schizotrypanum Cruzi*) gefunden wurden.

LÖHLEIN, M. (Beiträge zur Pathologie der Eingeborenen von Kamerun. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. XVI. 1912. Beiheft 9) erinnert uns an die »geradezu schrankenlose Vermehrung der Parasiten« bei Malariainfektion der Hottentotten usw.

---

[1] Das ist mir nun in der Tat unterdessen nachzuweisen gelungen. S. meine 3. Arbeit: »Neue Beobachtungen über den Erreger der Maul- und Klauenseuche. Die Entwicklung der spermoiden Form in den roten Blutkörperchen.« Polygr. Institut Zürich 1918.

[2] ROWLEY-LAWSON (loc. cit.) gibt zwar an, daß auch ausgewachsene Malariaparasiten das Blutkörperchen verlassen und auf andere Blutkörperchen übergehen können; es bedarf jedoch diese Beobachtung noch sehr der Bestätigung.

BUCHANAN (s. hinten S. 595) findet bei *Trypanosoma brucei* Ringe nicht bloß intrakorpuskulär, sondern auch außerhalb der roten Blutkörperchen, frei im Plasma.

Ich habe nirgends behauptet, daß alle meine Kulturen rein gewesen seien. Das konnte schon deshalb nicht der Fall sein, weil ich diese Versuche unter ganz außerordentlich schwierigen Verhältnissen durchführen mußte. Schon oben wurde darauf aufmerksam gemacht, daß bei Notschlachtungen auf mich und meine wissenschaftlichen Bedürfnisse nicht die allergeringste Rücksicht genommen wurde; vielfach war das direkte Gegenteil von Rücksicht zu konstatieren; ich muß diese Klage, besonders gegenüber dem eidg. Veterinäramt, hier laut wiederholen. Trotzdem wohnte ich bis jetzt allen Notschlachtungen bei, die mir angezeigt wurden, und zwar nicht bloß im Kt. Thurgau, sondern bis weit in den Kt. St. Gallen hinein. In den meisten Fällen mußte ich allerdings mit leeren Händen abziehen, weil die Blasen längst alle geplatzt, hier und da sogar wieder im Abheilen begriffen waren. Waren zufällig Aphthen vorhanden, so nahm ich sie selbstverständlich immer mit, selbst dann, wenn bereits eine Papille (der Zunge) locker saß oder gar ausgefallen war. In solchen Fällen — das wußte ich ganz genau — konnte das Resultat des Kulturversuches zum vornherein nicht zweifelhaft sein und ich mußte mich darauf beschränken, durch Übertragen kleiner Mengen der geimpften Nährflüssigkeit auf neue Röhrchen die Verunreinigungen allmählich zum Verschwinden zu bringen, was mir schließlich in einigen Fällen auch gelang. Es war mir ferner nicht möglich, die ursprünglich schon oder dann eventuell nachträglich erhaltene Reinkultur lange weiterzuzüchten, weil der Ersatz der NICOLLEschen Röhrchen Schwierigkeiten bereitete[1]. Ich selbst hatte zu ihrer Präparation keine Zeit. Bedenkt man 1., daß ich in der Woche 25 Lehrstunden (mit Laboratoriumsbetrieb) zu übernehmen habe, zählt man 2. dazu drei kantonale Inspektorate, die ich besorgen muß, zieht man 3. in Betracht, daß bis jetzt annähernd 30 000 Microtomschnitte angefertigt wurden, für die erst noch ein geeignetes Färbeverfahren gefunden werden mußte, daß ich 4. meine seit bald 25 Jahren fortgesetzten Zellstudien nicht im Stiche lassen kann und vergißt man 5. nicht, daß mir bei der geschilderten Einsammlung von Untersuchungsmaterial eine Unsumme von Zeit verloren ging, so wird man es wohl begreiflich finden, wenn ich auf die Herstellung von Nährböden verzichten mußte. Die Firma von

---

[1] Will man den Erreger längere Zeit am Leben erhalten, so muß die Nährlösung häufig erneuert werden.

Auch FLEIG macht darauf aufmerksam, daß sich durch häufige Erneuerung der Nährlösung das Leben der Trypanosomen verlängern lasse. (FLEIG, CH., Sur la survie du Trypanosoma brucei etc. C. r. Soc. de Biol. T. LXXI. 1911. p. 527.)

Dr. Merck in Darmstadt aber, die mir in liebenswürdigster Weise soviel wie nur möglich an die Hand ging, war durch den Krieg stark in Mitleidenschaft gezogen und ihre wissenschaftlichen Kräfte waren für die Armee beschäftigt. Ich darf daher, ohne mich einer Übertreibung schuldig zu machen, behaupten, daß keiner der Kritiker, die jetzt in versteckt oder offen abfälliger Weise meine Forschungsresultate besprechen, eine Ahnung von den Schwierigkeiten hat, die es für mich zu überwinden galt. — Es war mir aus den angedeuteten Gründen auch nicht möglich, jedem Besucher zu jeder beliebigen Zeit eine Reinkultur vorzuweisen; dazu war ich schließlich ja auch nicht verpflichtet, und wenn Zschokke einen so gewaltigen Lärm macht, weil ihm selbst keine Reinkultur demonstriert werden konnte, so tut er das sehr mit Unrecht[1]. Zudem wurde die Kultur, die mir bei seinem Besuche zur Verfügung stand, zum vornherein als nicht völlig einwandfrei bezeichnet und die Gründe, die ich zur Erklärung anführte, wurden ohne Widerrede akzeptiert. Ich bin daher im höchsten Grade erstaunt, daß Zschokke auf den Fall zurückkommt, und zwar in einer Art, die den Leser glauben machen könnte, ich hätte eine Kultur als rein ausgegeben, die sich schließlich oder gar auf den ersten Augenschein als verunreinigt erwies. Ganz energisch aber muß ich dagegen protestieren, daß Zschokke von »den Kulturen« spricht und damit die Behauptung oder doch den Verdacht ausspricht, es seien alle meine Kulturen Mischkulturen gewesen, besonders auch diejenigen, mit denen die Versuchstiere geimpft wurden. Gegen eine derartige Verdächtigung lege ich — wiederholt — Verwahrung ein, wie gegen die Mystifikationen, die sich Zschokke zuschulden kommen ließ. Wer übrigens Protozoen als »Kugelpilze« anspricht, hätte, meiner Meinung nach, alle Ursache, mit seinem Urteil auf diesen Gebieten etwas zurückhaltender zu sein.

---

[1] Zschokke würde sich zweifellos beruhigen, wenn er sich die Mühe nehmen wollte, die Arbeit von Pfeiffer (loc. cit.) zu lesen. Ich möchte seine Aufmerksamkeit besonders auf folgende Stellen lenken:

S. 100: ».... Erst als das Landesgesundheitsamt durch die Vermittelung des Preußischen Landwirtschaftsministeriums aus der Forschungsanstalt auf der Insel Riems mehrmals frischen Inhalt von Aphthen erhalten hatte, konnten die Züchtungsversuche fortgesetzt werden. Zunächst war diese Aphthenlymphe für die Beimpfung der Nährflüssigkeiten nicht brauchbar, da sie durch verschiedene Mikroorganismen verunreinigt war.«

Oder S. 101: »... Auch das letzte Material, das wir aus der Forschungsanstalt auf der Insel Riems empfingen, mit Kochsalz verdünnte und filtrierte Aphthenlymphe, war nicht frei von Verunreinigungen durch andre Keime ...«

Oder (S. 101): »... Die 3. Sendung aus Riems war infolge ungenügender Verpackung verloren (!) gegangen ...«

Nach dem, wie ZSCHOKKE die Sache darstellt, müßten mir auch die allersimpelsten bacteriologischen Kenntnisse — davon unten noch ein Wort — abgesprochen werden, so daß eine Sichtung der Kulturen vom bacteriellen Standpunkt aus meinerseits unmöglich wäre. Ich kann aber ZSCHOKKE sagen, daß ich zunächst so weit Bacteriologe bin, daß ich die gewöhnlichsten Verunreinigungen in meinen Kulturen schon auf dem Agar der NICOLLEschen Nährböden wahrnehmen kann; dann bin ich so weit Mikroskopiker, daß ich Keime, die mir dort entgangen, in meinen gefärbten Präparaten finde und endlich bin ich wiederum so weit Bacteriologe, daß ich vor einer Aussaat des Nährröhrcheninhaltes nicht zurückschrecke. Es waren Bacteriologen von Fach in meinem Laboratorium, die sich die Situation genauer ansahen, wie es ZSCHOKKE in den 2 Stunden möglich war, welche am Schluß der Demonstrationen das Bekenntnis ablegten: »Ich könnte nicht sagen, daß mir in der ganzen Zeit auch nur ein einziges Mal Bacterien zu Gesicht gekommen wären.«

Und nun kommt ja endlich das, worauf wir genugsam vorbereitet wurden: ZSCHOKKE wirft mir (loc. cit. S. 171) »mangelnde bacteriologische Erfahrung« vor. Diesen Ausfall habe ich schon längst erwartet und er läßt mich daher kühl, so kühl, wie der Versuch FREIS, meine mikroskopische Tätigkeit bloßzustellen. Unkenntnis, Ignoranz und anderes mehr hat man von jeher den Männern vorgeworfen, welche die ausgetretenen Pfade der Forschung verließen und eigene Wege wandelten. Die Geschichte unsrer Naturforschung bietet hierfür Beispiele genug. — LÖFFLER hat, wie wir wissen, nicht verhüten können, daß ihm die Seuche aus seinem Institut in die Umgebung ausbrach und auch PFEIFFER gibt unumwunden zu, daß »trotz aller Vorsichtsmaßregeln, die angewandt wurden, um eine Verbreitung der Seuche auf den Versuchstierbestand zu verhüten, diese kurze Zeit darauf doch in dem größten Hegestalle ausbrach« (Berliner tierärztl. Wochenschrift. Jahrg. 29. 1913. Nr. 6. S. 99). Trotzdem habe ich nirgends gelesen und auch von ZSCHOKKE nie gehört, daß diesen beiden Forschern deswegen Mangel an bacteriologischen Kenntnissen vorgeworfen worden wäre. Ich selbst beschäftige mich jetzt bereits 4 Jahre mit der Maul- und Klauenseuche; Hunderte von verseuchten Ställen habe ich in dieser Zeit besucht, über dreißigmal Zungen mit Blasen transportiert, zwanzigmal Kulturen aus dem Aphtheninhalt hergestellt und mehr oder wenige lange weitergezüchtet, lange Zeit mit einem Schäfchen bacteriologische Versuche in einem Raum angestellt, in dessen nächster Nähe täglich Hunderte von Personen aus und ein gingen — ein anderes Lokal stand mir eben nicht zur Verfügung — und endlich mit Herrn Bezirkstierarzt (GUBLER zweimal Impfversuche an Kühen vorgenommen; aber den Vorwurf, ich hätte die Seuche verschleppt, wagt mir doch niemand zu machen. Es wird sich indes jedermann nach der geschilderten Sachlage leicht vorstellen können, mit welch grimmigem Vergnügen man das getan hätte. Das Schweizerische Veterinäramt in Bern speziell, das beim Schweizerischen Landwirtschaftsdepartement — vorübergehend wenigstens[1] — sogar ein Verbot gegen mich und meine weitere Forschung ausgewirkt hatte, würde sich einen solchen Fall mit besonderem Interesse und keineswegs »unter Ausschluß der Öffentlichkeit« angesehen haben.

Ich hätte also füglich über den oben zitierten Vorwurf mit Stillschweigen hinweggehen können und ich würde es auch getan haben, wenn er nicht — von ZSCHOKKE erhoben worden wäre. Aber ZSCHOKKE hat es nicht gewagt, meine Versuche zu kontrollieren; er lehnte vielmehr mit allen Zeichen des Schreckens ab, als er ersucht wurde, in seinem Institute Kulturversuche mit Lymphe vorzunehmen, um die von mir gemachten Beobachtungen nachzuprüfen. Dieser Kritiker scheint also in seine eignen bacteriologischen Kenntnisse und Erfahrungen selbst kein allzu großes Vertrauen zu setzen und daher spreche ich ihm das Recht ab, hier ein Urteil zu fällen.

Ich verzichte auf eine weitere Diskussion über die Publikation ZSCHOKKES, möchte aber nicht unterlassen mitzuteilen, daß ich die gemachten Angaben nötigenfalls werde durch Zeugen bestätigen lassen. —

Wie leicht es sich die Kritik gelegentlich macht, um zu ihren Gunsten zu operieren, erhellt noch aus einer andern Besprechung meiner ersten Arbeit. In der »Berliner tierärztl. Wochenschrift«, Jahrg. 32, Nr. 1, steht folgender Passus von STEDEFEDER: ». . . Der wichtigste Teil der Arbeit, die Infektionsversuche, ist sehr kurz ausgefallen. Er enthält nur zwei Fälle, von denen der eine negativ, der andre positiv ausgefallen ist.«

In meiner Arbeit dagegen steht (S. 54) folgendes: ». . . Der Versuch einer Übertragung einer mehrmals umgeimpften, reinen Kultur konnte bis jetzt erst zweimal gemacht werden . . . Der erste Versuch fiel leider in die Zeit der Mobilisation der eidgenössischen Armee (Anfang August 1914) und mußte am 3. Tage abgebrochen werden . . .« Daraus ergibt sich doch ohne weiteres, daß das Experiment unterbrochen werden mußte, weil wir beide, der Bezirkstierarzt von Frauenfeld (GUBLER) und ich dem militärischen Aufgebot Folge zu leisten hatten. Oder glaubt etwa Stedefeder, daß uns die Militärbehörden dispensiert haben würden, wenn wir in diesen Tagen, in denen, wie jedermann merkte, ein Weltenbrand begann, ein Dispensationsgesuch wegen Vornahme von Tierversuchen, die zudem in gewissen Kreisen belächelt wurden, eingereicht hätten? Einer Drittperson aber konnten und durften wir das Versuchstier — das liegt doch auf der Hand — nicht überlassen und es blieb uns daher nichts andres übrig, als die geimpfte Kuh schleunigst zu schlachten, um persönlich noch die nötigen Desinfektionsarbeiten vornehmen zu können, denn das Lokal, in dem das Tier untergebracht war — es ist das kleine Schlachthaus der Gemeinde Kurzdorf — wurde sofort anderweitig in Anspruch genommen. In Frauenfeld steht mir eben kein Institut zur Verfügung, wo ich — eventuell mit einem Stab von Assistenten — ruhig der Forschung mich widmen könnte. Was ich der Wissenschaft etwa geleistet, mußte zumeist den Stunden der Nacht und den Ferien, die ich seit reichlich 20 Jahren nicht mehr genießen konnte, abgetrotzt werden. Es liegt mir absolut ferne, dafür Dank zu beanspruchen, ich habe es lediglich aus Liebe zu meinen Problemen getan; aber etwas mehr Verständnis für einen derartigen Kampf mit widrigen Verhältnissen sollte man heutzutage schon erwarten können.

---

[1] Es war der thurgauische Große Rat, der gegen diese ungeheuerliche Vergewaltigung Verwahrung einlegte.

Stedefeder dreht also den Fall direkt um und behauptet klipp und klar, der erste Impfversuch habe mit einem Mißerfolg geendet. Das ist nichts andres, wie Entstellung der Tatsachen, und dagegen lege ich wiederum Verwahrung ein. Glaubt dieser Kritiker vielleicht, die Seuche hätte bei unserm Tier schon am 1. oder dann spätestens am 2. Tag ausbrechen müssen? Oder gilt ihm die Erscheinung, daß das Versuchsobjekt am Anfang des 3. Tages (also unmittelbar vor der Schlachtung) noch keine äußeren Merkmale der Erkrankung zeigte, bereits als unumstößlichen Beweis dafür, daß die Kuh nicht infiziert war? Bei der zweiten Impfung stellten sich die Zeichen der Infektion doch auch erst am Ende des 4. Tages ein (s. erste Arbeit, S. 54) und damit in Einklang stehen die Versuche Pfeiffers, loc. cit. S. 99: »Um zu beweisen, daß die Lebewesen, die in den Nährflüssigkeiten Kohlensäure gebildet hatten, in der Tat die Erreger der Maul- und Klauenseuche waren, mußten Infektionsversuche vorgenommen werden. Mit meiner Genehmigung führte diese der Präparator zuerst an zwei Ziegen aus . . . Die eine Ziege erhielt 0,1 ccm Aphthenlymphe, die andre 1,0 ccm Kulturflüssigkeit . . . durch Einspritzung unter die Haut einverleibt. Beide Ziegen erkrankten am 4. bis 5. Tage nach der Infektion unter den Erscheinungen von Fieber, Speichelfluß und Aphthenbildung an Zahnfleisch, Lippen und Klauen an Maul- und Klauenseuche.« — Auch Bergmann (loc. cit.) berichtet, daß ein mit dem Herzblut eines verendeten Ferkels geimpftes Kalb am 4. Tage nach der Impfung an typischer Maul- und Klauenseuche erkrankte.

Und Martin (Übertragung der Maul- und Klauenseuche auf einen Hund. Münch. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 57. 1913. S. 708) erzählt von einem Fall, wo anläßlich einer Desinfektion maul- und klauenseuchekranker Tiere ein Bernhardinerbastard Klauenabfälle gefressen. 5 Tage darauf erkrankte er und konnte nicht mehr stehen und gehen. Bei der Untersuchung des Hundes wurden an den Lippen und an der Zunge die charakteristischen Veränderungen der Maul- und Klauenseuche gefunden; an den Pfoten hatten sich zwischen den Zehen die schönsten Aphthen gebildet.

Ich habe nirgends behauptet, daß die von uns bis jetzt durchgeführten Impfversuche als abgeschlossen zu betrachten seien, im Gegenteil: Auf S. 55 meiner ersten Arbeit wird darauf hingewiesen, daß »selbstverständlich noch weitere derartige Experimente angestellt werden müssen«. Aber wann und wo ich dieselben vornehmen kann, weiß ich nicht. Ich bin bei meinen Untersuchungen auf den Seuchenzug angewiesen, bzw. auf diejenigen Fälle von Maul- und Klauenseuche, die mir angezeigt werden. Treten keine neuen Fälle mehr auf, so steht unter gegenwärtigen Verhältnissen auch meine weitere Forschung still. Nun ist bei uns zwar die Krankheit immer noch nicht ganz erloschen, aber es kommt nur noch gelegentlich, in weiten Abständen, Zungenkrebs vor. Meistens werden die Tiere geschlachtet, aber aus diesen Notschlachtungen erwächst mir, so wie die Dinge jetzt stehen, kein Nutzen. Die bloße Anzeige, daß eine Schlachtung vollzogen werde, befriedigt meine Bedürfnisse selbstverständlich nicht und darauf, daß man meinetwegen die Notschlachtungen nach dem Aphthenzustand der Tiere richte, werde ich wohl, bei dem unheilvollen Widerstand des schweizerischen Veterinäramtes, verzichten müssen, falls die Landwirtschaft ihre eigenen Interessen nicht selbst besser wahren will. Einen Viehstand aus eignen Mitteln unterhalten, bis mir der reine Zufall wieder einmal — vielleicht erst nach Jahr und Tag — eine brauchbare Aphthe in die Hände spielt, kann ich nicht, ganz abgesehen davon, daß es mir in der letzten Zeit nicht einmal mehr möglich geworden ist, für die gänzlich unvorhergesehenen und zeitlich oft weit auseinander liegenden Seuchenfälle immer frische Nährböden[1] zu beschaffen.

---

[1] Selbst bei ihrer Aufbewahrung im Eisschrank bleiben sie nicht viel länger als einen Monat brauchbar (s. erste Arbeit S. 38).

Hätte sich Stedefeder vor seiner Kritik die Situation etwas besser überlegt und sich darum bemüht, auch nur die handgreiflichsten Schwierigkeiten, die mir aus solchen Untersuchungen erwachsen mußten, in Rechnung zu ziehen, so würde die Tonlage seiner Rede vermutlich um eine Oktave tiefer gestimmt worden sein. Geradezu brüsk aber ist die weitere Bemerkung desselben Referenten: »Da bei der Maul- und Klauenseuche wiederholt schon Krankheitskeime nachgewiesen sind, so ist auch das Vorkommen des *Aphthomonas infestans* ohne besondere Bedeutung, so lange, als nicht durch zahlreiche Versuche die Urheberschaft des neuen Protozoons bei der Maul- und Klauenseuche einwandfrei dargetan ist.« Ich gestatte mir hier auch materiell andrer Meinung zu sein, wie Stedefeder. Ich habe nämlich die Beobachtung gemacht, daß keine, aber auch nicht eine einzige, wirklich wissenschaftlich durchgeführte Untersuchung als »nutzlos«, »wertlos« oder »ohne Bedeutung« bezeichnet werden darf, ja daß Arbeiten, die man anfänglich wirklich als »bedeutungslos« einschätzte, ihre »besondere Bedeutung« erst lange nachher bekamen. Auch der Fall ist nicht selten, daß Forschungen und darauf gegründete Folgerungen ihr Ziel wirklich verfehlten, aber den Anstoß gaben zu derjenigen Forschungsrichtung, in der dann die richtigen Resultate gefunden wurden. Sogar an Wendepunkten in unsrer Naturforschung ist das passiert — Beispiele wären leicht beizubringen — und ich kann, als Lehrer der Naturwissenschaften, in solchen Fällen vor meinen Schülern nicht nur das Lob der »Sieger« singen, sondern ich muß stets in Dankbarkeit auch derer gedenken, welche die neue Richtung, die erfolgreich abschloß, provoziert hatten. — Offenbar ganz meiner Meinung ist auch Meirowsky wenn er sagt[1]: »Auf Grund des beigebrachten Materials durfte die Frage nach der Stellung der Spirochäten im System endgültig nach der Richtung entschieden sein, daß sie in keinem Zusammenhang mit Protozoen bzw. Trypanosomen stehen. Der Irrtum des genialen Forschers Schaudinn ist der Menschheit zu großem Segen geworden, denn auf ihm baute Ehrlich sein Heilmittel für die Syphilis auf[2] ...«

Stedefeder übersieht zweifellos das Prinzipielle unsres Falles. Denn es handelt sich hier um nichts Geringeres, als um eine Änderung der Forschungsrichtung. Bis jetzt wurde — das habe ich im ersten Abschnitt dieser Abhandlung wiederum ausgeführt — unserm Problem lediglich von der bacteriologischen Seite zugesetzt. Es ist mir nie eingefallen, diese Seite etwa gering einzuschätzen und ich versage auch jetzt der hierbei geleisteten gewaltigen Arbeit meine Hochachtung keinen Augenblick. Daß ich einen andern Weg einschlage, wie meine Vorgänger, involviert doch gewiß keine Mißachtung ihrer Leistungen. Im Gegenteil: Ich sehe, daß sie, indem sie zur Überzeugung kamen, das Problem sei von der bacteriologischen Seite nicht zu lösen, die folgende Generation geradezu in die andre Forschungsrichtung drängten. Sollte nun hier des Rätsels Lösung gefunden worden sein, so ist das nicht einmal in erster Linie unser Verdienst, sondern das Verdienst derjenigen, die vorher zeigten, daß bacteriologisch nichts auszurichten sei. Ich habe lediglich das kritisiert, daß unsre Vorgänger aus ihren resultatlosen Bemühungen den Schluß zogen, das Problem sei überhaupt (mit unsern Instrumenten) unlösbar, und dazu hatte ich ein Recht; sie erbrachten nämlich den Beweis für ihre Behauptung nicht, sie konnten ihn gar nicht erbringen; ja — und das war sicher ein Fehler — sie zogen nicht einmal ernsthaft in Erwägung, daß es neben dem bisher eingeschlagenen Weg noch eine Möglichkeit gebe, den Erreger zu finden. — Daß vereinzelte Versuche in dieser letztern Richtung früher schon unternommen wurden, habe ich zugegeben; aber sie waren viel zu zaghaft, als daß sie dauernden Eindruck hinterlassen und damit Einfluß auf die zukünftige Gestaltung der Dinge hätten gewinnen können. — Ich glaube daher annehmen zu dürfen, daß meine Arbeiten zuerst konsequent die Lösung unsres Problems in zoologischer Richtung verfolgt haben und schon deswegen nicht »ohne besondere Bedeutung« für die Frage nach dem Erreger der Maul- und Klauenseuche sein dürften. Ist aber bei dieser Krankheit das Dogma von der ultravisibeln Natur ihres Erregers ins Wanken gekommen, so dürfte dieser Fall bald noch weit bedeutsamere Folgen haben: Die Forscher würden wieder Bewegungsfreiheit in einer ganzen Anzahl von Problemen gewinnen, an deren Behandlung sie nicht mehr heranzutreten wagten. Darüber wird die Zukunft entscheiden; auf alle Fälle wollte ich die Resultate meiner Untersuchungen veröffentlichen, besonders auch deshalb, weil in der voreiligen Publikation Zschokkes — wie wir oben gesehen — eine unglaubliche Karrikatur derselben entworfen worden war. Und noch ein Moment ist hier in Erwägung zu ziehen. Wo ist, so frage ich, mit demselben Nachdruck auf die prinzipielle Bedeutung der Untersuchung des Blutes bei Maul- und Klauenseuche hingewiesen worden.

---

[1] E. Meirowsky, Studien über Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochäten. Berlin, J. Springer, 1914. S. 85.

[2] Weiß Stedefeder vielleicht, daß weder Kopernikus noch Kepler noch Galilei die Richtigkeit des heliozentrischen Systems beweisen konnten? Und wagt er auch zu sagen, daß ihre Arbeiten deswegen »ohne besondere Bedeutung« gewesen seien?

wie ich es bereits in der ersten Arbeit und in der vorliegenden Abhandlung wieder getan? Gewiß ist es ein Verdienst SIEGELS, darauf aufmerksam gemacht zu haben, daß man den Erreger im Blute finden könne; leider hat er aber auch hier nur auf Bacterien gefahndet und daher die wahre Ursache der Krankheit nicht entdeckt. Dadurch war aber die Zuverlässigkeit seines Hinweises auf den Wert der Blutuntersuchung wieder zweifelhaft geworden, so daß man in der Folge den Seuchenträger — wie wir schon eingangs gehört — wieder vorwiegend in den Produkten der Lokalaffektionen, in dem Inhalte der Blasen suchte; ob es dagegen im kreisenden Blute enthalten sei, blieb unaufgeklärt (s. Referat über die Arbeiten von COSCO und AGUZZI in: Schweizer Archiv f. Tierheilkund. Bd. LVIII. 10. Heft. 1916). — Auch für mich konnten aus dem angedeuteten Grunde die SIEGELschen Untersuchungen nicht wegleitend sein und ich mußte mich auf schwierigen und gewundenen Wegen ganz selbständig zu der Erkenntnis durchringen, daß der Erreger der Aphthenseuche — zuzeiten wenigstens — wirklich im Blute der kranken Tiere, und zwar in den Blutkörperchen sowohl wie im Serum, angetroffen und da sogar sicherer gefunden werden kann, wie in den Produkten der Krankheit selbst. Um das noch einmal klar zeigen zu können, wurden die der vorliegenden Abhandlung zugrunde liegenden zahlreichen neuen Präparate angefertigt. Und ich will nicht verfehlen, auch hier noch einmal darauf aufmerksam zu machen, daß meine Untersuchungen in diesem sehr wichtigen Punkt bereits eine Bestätigung erfahren haben durch die obenerwähnten Experimente von COSCO und AGUZZI. Mir persönlich will es scheinen, als ob solche Dinge für die Erforschung der Maul- und Klauenseuche nicht »ohne besondere Bedeutung« seien. —

Endlich habe ich mich noch mit der Kritik von KNUTH zu befassen (s. Zeitschrift f. Infektionskrankheiten. XVII. 6./7. 1916). Seinen längeren Ausführungen sei folgendes entnommen: »... Auf diesen Versuch an einer einzigen Kuh stützt sich das ganze übrige Beweismaterial des Verf. Auch scheint der Verf. weder an die Möglichkeit einer Spontaninfektion seiner Kuh, noch an die Möglichkeit, daß sich außer den Kulturformen von *Aphthomonas infestans* noch der Erreger der Aphthenseuche in ultravisibler Form in der Kulturflüssigkeit befunden haben könnte, gedacht zu haben ...« Ferner: »Wenn es hiernach also schon im höchsten Grade (!) zweifelhaft erscheint, daß STAUFFACHER, wie er behauptet, durch Überimpfung der kultivierten Formen seines vermeintlichen Erregers auf das gesunde Tier die typischen Erscheinungen der Aphthenseuche erzeugt hat, so werden unsre Zweifel noch größer, wenn wir in Betracht ziehen, daß aus dem Blute gesunder Rinder sich bekanntlich leicht Flagellaten züchten lassen, die nach Größe, Gestalt und innerer Einrichtung mit der *Aphthomonas infestans* STAUFFACHERS die allergrößte Ähnlichkeit[1] besitzen. Ich brauche hier wohl nur auf die in der Tropenabteilung der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin unter meiner Leitung entstandenen Arbeiten, die in der Berliner tierärztlichen Wochenschrift, in der Zeitschrift für Infektionskrankheiten usw. der Haustiere, in der Zeitschrift für Hygiene und Infektionskrankheiten und im Centralblatt für Bakteriologie in den Jahren 1910—14 veröffentlicht worden sind, zu verweisen (KNUTH, RAUCHBAAR und MORGENSTERN, BEHN, BONGER, FERBER, HAGEMEISTER, HENNINGFELD). Unsre Feststellungen, die sich bekanntlich an die Arbeiten von MIYAJIMA in Japan, MARTINI auf den Philippinen und CRAWLEY in Nordamerika angeschlossen hatten, sind dann später fast aus allen Teilen der Erde bestätigt worden. Die von STAUFFACHER zur Färbung seiner Flagellaten angewendete Färbemethode hat keine guten Bilder gegeben. Trotzdem wird jeder, der die fraglichen, aus dem Blute der Rinder züchtbaren Flagellaten gründlich kennt, ihre Identität mit den von STAUFFACHER in seiner Arbeit gebrachten Abbildungen ohne weiteres zugeben, um so mehr, als auch seine übrigen Angaben über Größe, Wachstum usw. genau mit dem übereinstimmen, was darüber jetzt allbekannt ist.

STAUFFACHER hat diese Art von Flagellaten mit keinem Wort erwähnt. Man darf wohl vermuten, daß er sie bei der Abfassung seiner Arbeit auch nicht einmal aus der Literatur gekannt hat.

Dem Einwande, daß STAUFFACHERS *Aphthomonas infestans* aber gerade mit jenen Kulturflagellaten, die sich aus gesunden Rindern züchten lassen, nicht identisch sind, ist entgegenzuhalten, daß KNUTH bereits im Jahre 1911 aus Rindern, die an Maul- und Klauenseuche gelitten hatten, und sich im Stadium der Abheilung befanden, Flagellaten gezüchtet hat. Sie unterscheiden sich in keiner Weise von den aus gesunden Rindern gezüchteten . . .«

»Da STAUFFACHER den Schwerpunkt seiner Beweisführung selbst auf die in NICOLLEschen Nährböden gezüchteten herpetomonasähnlichen Trypanosomen und auf die mit ihnen angeblich erzielte Übertragung der Aphthenseuche auf ein gesundes Tier gelegt hat, bleibt aus den im vorstehenden kurz dargelegten Gründen nichts weiter als die Annahme übrig, daß STAUFFACHER einem Irrtum zum Opfer gefallen ist, als er glaubte, in den von ihm gezüchteten Flagellaten den Erreger der Maul- und Klauenseuche vor sich zu haben.

---

[1] Von mir gesperrt. STAUFFACHER.

Unter diesen Umständen erübrigt es sich, auf die umfangreiche Beschreibung der Formen näher einzutreten, aus denen sich seine Flagellaten angeblich entwickeln und in die sie später zum Zwecke der Vermehrung wieder zerfallen sollen.

Die mehrfachen Hinweise Stauffachers auf die Ansicht des Professors L. Hoffmann über die vermeintliche Art des Erregers der Maul- und Klauenseuche und die abfällige Kritik Stauffachers an den Ansichten Löfflers über den ultravisibeln Erreger dieser Seuche tragen keineswegs dazu bei, die „Forschungsresultate“ Stauffachers glaubhafter erscheinen zu lassen.«

Bevor ich auf das Materielle dieser Ausführungen eintrete, möchte ich Knuth allen Ernstes darauf aufmerksam machen, daß wir uns hier in der wissenschaftlichen Arena, und nicht auf dem Kasernenplatze befinden.

Ich bin gewiß weder durch die Kritik von Frei, noch durch diejenige Zschokkes oder gar Stedefeders verwöhnt worden; aber der Ton, den Knuth mir gegenüber anschlägt, übersteigt jedes erträgliche Maß. Wenn daher das Echo, das Knuths Ruf auslöst, den Anforderungen der wissenschaftlichen Ruhe nicht mehr überall entspricht, so lehne ich jede Verantwortung dafür ab.

So kann ich z. B. die Behauptung Knuths, ich hätte an Löffler abfällige Kritik geübt, nicht anders denn als unwahr bezeichnen. Man lese die Schrift nach und weise mir die Stellen vor, die Löffler unwürdig behandeln sollen! Oder ist es für Knuth vielleicht überhaupt unfaßbar, daß es ein Mensch wagen kann, sich wissenschaftlich zu Löffler in Gegensatz zu stellen? Das fehlt nun gerade noch, daß wir in den Autoritätenglauben der Scholastik zurückverfallen. Schlimm genug sieht es ohne Zweifel jetzt schon aus und es braucht eine gehörige Dosis Mut dazu, heute Ansichten zu äußern, welche der auf »Autoritäten« sich stützenden »herrschenden Meinung« widersprechen, selbst dann, wenn diese Ansichten noch so sehr im Boden der Tatsachen wurzeln. Zum allermindesten geht bei einem solchen waghalsigen Versuch die Protektion verloren und schon das verträgt nicht ein jeder.

Ich stehe hier nicht zum erstenmal im Kampf gegen Tradition, Dogma und allmächtige Vorurteile. Drüben, auf dem Gebiete der Zellforschung habe ich bereits einen Vorgeschmack bekommen von den Schwierigkeiten, die sich dem Forscher entgegenstellen, wenn er die Heerstraße verläßt und auf eignen Pfaden wandelt. Aber der Streit um Kernmembran, »Chromatin«, Chromosom, Centrosom, Chloroplasten und Nucleolen bewegt sich denn doch in ganz andern Formen, wie der Kampf um den Erreger der Maul- und Klauenseuche, wenigstens wie er von einem Teil der Vertreter tierärztlicher Wissenschaft geführt wird. —

Ich habe nirgends behauptet, daß ich die Literatur über Maul- und Klauenseuche jetzt schon ganz beherrsche; die mir zur Verfügung stehende freie Zeit hätte zur vollständigen Sichtung derselben selbst dann nicht ausgereicht, wenn ich sie nicht zu wichtigeren Dingen hätte verwenden müssen; ich hatte eben keine Dissertation zu verfassen. Auf S. 36/37 meiner ersten Arbeit wurde vielmehr offen das Bekenntnis abgelegt, daß hier noch Lücken zu füllen seien. Das scheint aber auf KNUTH nicht die geringste beruhigende Wirkung ausgeübt zu haben. Man bekommt jedoch den bestimmten Eindruck, daß er bloß deshalb empört ist, weil seine Arbeiten über »Flagellaten« keine Berücksichtigung gefunden hatten; »daß ich diese „Flagellaten" nicht einmal aus der Literatur gekannt, darf wohl vermutet werden«. Ich muß bekennen, daß ich mir kein Gewissen daraus machen würde, selbst wenn dies zutreffen sollte; denn auf die Lösung unsres Problems hätte das nicht den geringsten Einfluß ausgeübt. Aber KNUTH irrt sich. Aus meiner ersten Arbeit (s. S. 6, 7, 9, 31, 36) geht hervor, daß mir mindestens die »Berliner tierärztliche Wochenschrift« und das »Centralblatt für Bakteriologie« bekannt waren und schon daraus hätte KNUTH bei einigem guten Willen den Schluß ziehen können, daß seine Arbeiten nicht ganz unbemerkt an mir vorübergegangen sein dürften. Aber zu ihrer Aufnahme unter meine Literatur über Maul- und Klauenseuche lag absolut keine Veranlassung vor; hätte ich übrigens KNUTHS »Flagellaten« in die Diskussion einbeziehen wollen, so hätten sich die Kreise der Betrachtung noch nach ganz andern Richtungen ausdehnen müssen: Neben den Trypanosomen hätten auch die Gattungen *Cercomonas* und *Herpetomonas* Berücksichtigung verlangt. Ich blieb vorläufig absichtlich bei dem Vergleich mit *Leishmania* stehen. Aber nicht die erwachsenen Flagellaten der NICOLLEschen Kulturen waren es, denen damit irgendein Vorzug vor andern »Flagellaten« eingeräumt werden sollte; weder sie waren die Ursache, daß ich mich mit *Leishmania* speziell befaßte, noch etwa der Mangel an Bekanntschaft mit andern Geschöpfen, die den großen Formen meiner Aphthomonas mehr oder weniger ähnlich sind; ausschlaggebend war für mich, neben dem klinischen Bild, das die Leishmaniose zeigt (S. 536), vor allem die frappante, bis zur morphologischen Identität gehende Übereinstimmung gewisser in den Phagocyten und Erythrocyten steckenden Formen der

Lsishmania mit den von mir in den roten Blutkörperchen gefundenen Individuen bei Maul- und Klauenseuche (s. Fig. 16, 19, 22 und 29 Taf. I meiner ersten Arbeit und Textfig. 17, 18, 19, 20, 21, 22 u. 26 der vorliegenden Abhandlung). Diese Analogie war es bekanntlich, welche mir die Wahl des geeigneten Nährbodens und damit die erfolgreiche Züchtung des Erregers der Aphthenseuche ermöglichte. Das ist bereits in meiner ersten Arbeit so stark hervorgehoben worden, daß in diesem Punkt Mißverständnisse ausgeschlossen sind. Ich verwahre mich daher gegenüber dem Vorwurf, ich hätte per Zufall bloß, oder — infolge ungenügender Literaturkenntnis — aus Mangel an anderweitigem, näherliegendem und sogar besserem Vergleichsmaterial zur *Leishmania* gegriffen. Ich will nicht verfehlen, zu bemerken, daß ich Forscher kennen lernte, die in der Protozoenkunde bewandert zu sein glaubten, ohne daß sie genauere Kenntnisse von der *Leishmania* besaßen. — Die *Leptomonas*-Formen der *Leishmania* als solche haben mit den großen Stadien meiner *Aphthomonas* so wenig und so viel zu tun, wie die »Flagellaten« KNUTHS; die Bedeutung, die sie in meiner Untersuchung erhielten, verdanken sie einzig und allein dem Umstand, daß sie in den Entwicklungscyclus der oben genannten charakteristischen Phagocytenbewohner gehören.

Ich hätte den Schwerpunkt meiner Beweisführung selbst auf die in NICOLLEschen Nährböden gezüchteten herpetomonasähnlichen Trypanosomen gelegt, behauptet KNUTH weiter. Und ich behaupte: 1. Die von mir gezüchteten Individuen sind überhaupt keine Trypanosomen, nicht einmal herpetomonasähnliche Trypanosomen. 2. Es ist absolut falsch, daß meinerseits der Schwerpunkt der Beweisführung auf die großen Formen gelegt worden sei. Jeder, der meine erste Arbeit und auch die vorliegende Abhandlung ohne Vorurteil studiert, wird zur Überzeugung kommen, daß die ganze Darstellung den Schwerpunkt anderswohin verlegt, nämlich in den filtrierbaren Teil des Erregers, wenn wir uns kurz so ausdrücken wollen. Immer und immer wieder habe ich auf die Millionenzahlen der Schmarotzer in Gewebe, Blut und Lymphe und der spermoiden Geschöpfe meiner Kulturen hingewiesen und ZSCHOKKE hat mir ja deswegen sogar einen Vorwurf gemacht. KNUTH aber will auffallenderweise von diesem Stadium gar nichts wissen; es scheint ihm sehr schlecht in seinen Plan zu passen und anstatt dasselbe in Rechnung zu ziehen, nimmt er lieber Zuflucht zu einem »ultravisibeln Etwas«, an das ich gar nicht gedacht haben soll. In der Tat: Solange ich mit einem sichtbaren Virus auskomme, sehe ich keine Notwendigkeit ein, mich metaphysischen Spekulationen hinzugeben. — Ich habe sogar darauf aufmerksam gemacht (s. S. 54 der ersten Arbeit), daß die großen Formen in meinen Kulturen verschiedentlich gar nicht vorhanden gewesen seien; dagegen wimmelte es immer von unzählbaren spermoiden Geschöpfen und das allein würde doch, meiner Meinung nach, beweisen, daß ich von Anfang an den Schwerpunkt keineswegs auf die großen Geschöpfe gelegt habe. Man erlaube mir, hier noch ein wenig zu verweilen. — In einigen andern Kulturversuchen traten nur die langen, schlanken Formen auf, ohne daß ich die kurzen, dicken Individuen zu Gesicht bekommen hätte. Das gelegentliche — totale oder teilweise — Fehlen der großen Geschöpfe in meinen Kulturen glaube ich auf zufällige Erscheinungen zurückführen zu müssen: In allen diesen Fällen stunden mir keine frischen Nährböden mehr zur Verfügung; es wäre daher sehr wohl möglich, daß die großen Formen immer auftreten, sofern die Nährlösung frisch genug ist. Anderseits war es interessant zu beobachten, daß sich die Scharen der kleinen spermoiden Gebilde ausnahmslos in jedem Nicolleschen Röhrchen zeigten, gleichgültig, ob letztere frisch waren oder einen und selbst mehrere Monate (in Eis) aufbewahrt blieben. — Trifft die soeben ausgesprochene Vermutung bezüglich des Wachstums der großen Geschöpfe zu, so müßten wir daraus den Schluß ziehen, daß diese gegenüber Änderungen ihres Milieu weit empfindlicher wären, wie ihre kleinen Verwandten. Hier fänden wir eventuell auch eine Erklärung dafür, daß Pfeiffer und Grugel in ihren Nährlösungen nur die spermoiden Wesen, nicht aber auch die großen Individuen antrafen. — Eine äußerst interessante Parallele hierzu gibt Battaglia (loc. cit.). Dieser Forscher sagt: »... Wenn das mit Nagana experimentell infizierte Tier wegen seiner geringen Körpergröße in den ersten Infektionstagen stirbt, wie es bei Fledermäusen und Mäusen gewöhnlich der Fall ist, beobachtet man sowohl in Frischpräparaten wie in gefärbten Präparaten des Blutes nur die amöbische, intraglobuläre (also in den roten Blutkörperchen steckende) oder die extraglobuläre runde, mit oder ohne Geißel, oder birnenartige Form; wenn man aber dieses, nur diese Formen enthaltende Blut größeren Tieren einimpft, so werden dieselben von der Nagana-Trypanosomiasis befallen und in ihrem zirkulierenden Blut kann man vollentwickelte *Tryp. Brucei* nachweisen. Diese runden, birnenartigen, spindelartigen (mehr oder minder großen) und spermoiden Formen verschwinden nie[1] und man findet sie wieder zahlreich im

---

[1] So berichtet auch Mattes (loc. cit.) von seinen Versuchen mit fünf pathogenen Trypanosomenarten (*Tr. Gambiense, Brucei, equiperdum,* der *Dourine* und

Blute der Herzhöhlen und in der Cerebrospinalflüssigkeit, auch in den Fällen, wo im zirkulierenden Blute zahlreiche, vollentwickelte *Trypanosoma Brucei* nachweisbar waren, wenn das Tier stirbt. — Wenn man ein mit experimenteller Nagana-Trypanosomiasis infiziertes Tier, dessen zirkulierendes Blut zahlreiche vollentwickelte Trypanosomen enthält, mit Einspritzungen von Atoxyl (10%) behandelt, verschwinden nach der zweiten Injektion alle die vollentwickelten Parasiten aus dem Blute, während in diesem stets die amöbischen runden, intraglobulären und extraglobulären Formen nachweisbar sind, welche dann auch in den Herzhöhlen und in der Cerebrospinalflüssigkeit zahlreich vorhanden sind ...« (Kulturen.) »... In den Frischpräparaten im hängenden Tropfen ... von Serum Nagana-Trypanosomen enthaltenden Blutes beobachtet man lebende und lebhaft bewegliche Trypanosomen mit Erscheinungen und Zeichen der Vermehrung sogar bis zum 15. Tage. — Das kann man bei Zimmertemperatur (15—25° C) beobachten; wenn man dagegen den hängenden Tropfen in den Brutofen (33—37° C) stellt, stirbt die vollentwickelte Form des *Tryp. Brucei* und entartet. Diese Erscheinung, welche in offenem Widerspruch zu stehen scheint mit der parasitologischen Biologie des *Tryp. Brucei*, welches doch im Blute von Warmblütern (Säugetieren) lebt, ist meiner Ansicht nach nicht auf die Temperatur, sondern auf die Änderung der übrigen physikalischen und biologischen Bedingungen des Milieu zurückzuführen, in welchem der Parasit lebt. — In diesen hängenden Tropfen sind dagegen die runden Formen mit oder ohne Geißel und die birnförmigen noch während mehrerer weiterer Tage lebend zu beobachten, woraus man schließen kann, daß sie viel widerstandsfähiger sind, als die vollentwickelten Formen.« Weiter sagt BATTAGLIA: (Behandlung.) »Bei meinen Untersuchungen habe ich ein einziges Heilmittel, nämlich das Atoxyl, versuchsweise angewendet ... Ich konnte beobachten, daß nach der zweiten Injektion von Atoxyl alle die vollentwickelten Formen des *Tryp. Brucei*

---

congolense) an weißen Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten: ... »Nach der Infektion konnte ich stets bei allen Stämmen vor dem Auftreten voll entwickelter Formen ganz kleine Formen beobachten, die im Frischpräparat stark lichtbrechend waren, rundliche Gestalt hatten, eine — manchmal schien es mir zwei — Geißeln besaßen und sich lekhaft bewegten. Außer diesen mit Geißeln versehenen Formen sah man auch solche, die keine Geißeln hatten und sich durch amöboide Bewegung fortbewegten ... Die kleinen Formen konnte ich meistens auch während der Perioden, in denen die vollentwickelten Trypanosomen aus dem Blute verschwunden waren, nachweisen.«

aus dem Blute des betreffenden Tieres verschwinden und in demselben nur noch die runden Formen mit oder ohne Geißel, die spermoiden und die spindelförmigen nachweisbar sind und daß, wenn man die Behandlung mit Atoxyl fortsetzt, diese Formen nicht verschwinden und das Tier mit allen Symptomen der Nagana-Trypanosomiasis stirbt und schließlich das Blut dieser letzteren andern Tieren von derselben oder verschiedener Art eingeimpft, bei diesen die Infektion mit Anwesenheit der vollentwickelten Formen des *Tryp. Brucei* im zirkulierenden Blute hervorruft. Meines Erachtens ist auch dieser Versuch insofern sehr beweiskräftig, als er darauf hinweist, daß die runden intra- und extraglobulären Formen, die spermoiden und die birnförmigen, nicht Involutions-, sondern Evolutionsformen des Nagana-Trypanosoms darstellen und sich wie echte Sporen verhalten.« — Man erkennt in diesen interessanten Beobachtungen und Experimenten Battaglias auch die engen genetischen Beziehungen zwischen den runden (intra- und extraglobulären) Formen, den spermoiden und birnförmigen einerseits und den vollentwickelten Trypanosomen anderseits; bekanntlich habe ich in meiner ersten Arbeit auf ähnliche Verhältnisse zwischen den Wesen des filtrierbaren Teiles unsres Virus und den großen Geschöpfen hingewiesen (s. Fig. 31, 76, 77, 79, 96, 97, 98 usw., Taf. II), auf Verhältnisse, die Knuth überlegen belächelt; denn weniger als Hohn kann ich nicht aus seinen Worten lesen: »Es erübrigt sich, auf die umfangreiche Beschreibung der Formen näher einzutreten, aus denen sich seine (Stauffachers) Flagellaten angeblich (sic!) entwickeln und in die sie später zum Zwecke der Vermehrung wieder zerfallen sollen (!).« Mit dieser hochfahrenden Art, mit der Knuth meine Beobachtungen zu erledigen meint, vergleichen wir noch die Bemerkungen, die Mattes (loc. cit.) an seine Experimente anknüpft. Oben (S. 581) erfuhren wir, daß dieser Forscher mit weißen Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten operierte, welche alle für die fünf genannten Trypanosomenstämme empfänglich sind. Die weißen Mäuse wurden fast ausschließlich intraperitoneal geimpft, indem ungefähr $^1/_2$ ccm trypanosomenhaltiges Blut verdünnt mit physiologischer Kochsalzlösung in die Bauchhöhle eingespritzt wurde. Wir hörten ferner, daß Mattes nach der Infektion stets bei allen Stämmen vor dem Auftreten vollentwickelter Formen ganz kleine Formen beobachtete, die im Frischpräparat stark lichtbrechend waren, rundliche Gestalt hatten, eine (etwa auch zwei?) Geißel besaßen und sich lebhaft bewegten. Außer diesen mit Geißeln versehenen Geschöpfen sah Mattes auch geißellose Individuen, die sich amöboid fortbewegten und den amöbischen, extraglobulären Formen BATTAGLIAS (loc. cit.) entsprachen. MATTES sagt nun: »Daraus, daß nach der Infektion immer erst die kleinen Formen der Parasiten im Blute auftreten, läßt sich ein Schluß ziehen auf die Art der Aufnahme der Trypanosomen ins Blut nach der Verimpfung. Die in die Bauchhöhle eingespritzten vollentwickelten Formen müssen in derselben, bevor sie in die Blutbahn gelangen, eine Umwandlung eingehen. Es ist undenkbar, daß die vollentwickelten Formen, die doch 40 μ lang und 3 μ breit sein können, durch die Lymphspalten des Bauchfells aufgenommen werden können, durch die Lymphbahnen in den Milchbrustgang und dann in die Blutbahn gelangen. Wenn dies der Fall wäre, so müßte man ja stets zuerst die aus der Bauchhöhle resorbierten vollentwickelten Formen im Blute antreffen. Dies ist aber nicht der Fall. Man muß vielmehr annehmen, daß die in die Bauchhöhle geimpften vollentwickelten Trypanosomen Kugelgestalt annehmen, die dann in viele kleine Fortpflanzungsprodukte, wie sie zuerst im Blute auftreten, zerfallen. Diese Fortpflanzungsprodukte können, da sie ja sehr klein sind, vermittels der Lymphbahnen ins Blut gelangen. Daß aus vollentwickelten, beweglichen Formen Kugelformen entstehen können, konnte ich in den Kadavern der an Trypanosomen eingegangenen Tiere beobachten...«

Wir werden später noch einmal auf diesen Fall zurückkommen; aber schon hier erfahren wir, mit welcher Berechtigung KNUTH meine Forschungsresultate kritisiert und welche Kenntnisse der einschlägigen Literatur ihm zur Verfügung stehen.

Davon also, daß ich die großen Formen etwa verantwortlich gemacht hätte für das Gelingen meines Impfversuches, steht nirgends ein Wort. Dieses Stadium habe ich — vorläufig wenigstens — lediglich zu systematischen Zwecken verwendet; die eigentliche Bedeutung der großen Individuen aber ist gegenwärtig noch so wenig aufgeklärt, wie die Rolle, welche die *Leptomonas*-Formen der *Leishmania* in den NICOLLEschen Kulturen spielen oder die Funktion, die man den verschiedenen Trypanosomentypen zuschreiben soll. Trotzdem hätten wir, nachdem der filtrierbare Teil des Erregers in der NICOLLEschen Nährflüssigkeit zum Leben erwacht war, die Existenz jener großen Formen geradezu voraussetzen dürfen, und zwar zunächst aus Analogie mit *Leishmania*, dann aber auch aus andern, gewichtigeren Gründen, auf die wir noch zu sprechen kommen[1]. Wenn uns jene Formen jetzt noch fehlten, so würden wir sie erwarten und ich bin jetzt sogar geneigt, ihnen eine größere Bedeutung beizumessen, wie das tatsächlich früher, z. B. noch bei der Abfassung der ersten Arbeit, der Fall war. — Wir wissen, daß die genuine Lymphe bei Maul- und Klauenseuche sehr verschieden wirksam ist, und zwar selbst im frischen Zustande. Es mag ja die mehr oder weniger große Empfänglichkeit des Tieres für das Virus gelegentlich in der Konstitution selbst liegen; das genügt aber nicht, alle Fälle zu erklären; wir müssen vielmehr annehmen, daß der Erreger in der Lymphe nicht immer gleich virulent ist. Und es ist nicht ausgeschlossen, daß hier die großen Formen eine bedeutsame Rolle spielen. Hören wir zunächst, was A. LANG-Zürich sagt (Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere I_1. Fischer, Jena, 1901. S. 196, Anmerkung):

---

[1] Die stärker färbbare Randlinie, die ich bei zwei Individuen des A-Typus glaubte gesehen zu haben (erste Arbeit, S. 48 Anmerk.) existiert nicht.

»Mit Recht bemerkt GRASSI (1901), daß man auch bei den Schizomyceten nach einer geschlechtlichen Generation suchen müsse. Er hat die Überzeugung, daß zurzeit der vollständige Entwicklungscyclus keines einzigen Bacteriums bekannt ist. Die Bacteriologen sollten dieser Suggestion die größte Aufmerksamkeit zuwenden, die zu Entdeckungen von fundamentaler Bedeutung führen könnte. Die Erscheinung z. B., daß die Cholera und das gelbe Fieber in Europa nicht endemisch geworden sind, könnte vielleicht dadurch ihre Erklärung finden, daß in Europa die für das Auftreten der Geschlechtsgeneration der Krankheitserreger nötigen Bedingungen fehlen. Aus dem Fehlen der Geschlechtsgeneration könnte sich vielleicht auch das Erlöschen gewisser Epidemien und viele Tatsachen des größeren oder geringeren Infektionsvermögens einer und derselben Bacterienart erklären.«

GRASSI und LANG sind vermutlich auch für KNUTH ziemlich unverdächtige Zeugen. Und wenn diese Forscher selbst bei Schizomyceten Geschlechtsgenerationen erwarten oder voraussetzen, mit welchem Nachdruck müssen wir dies erst auf dem Gebiete der Protozoologie tun! Auch hier konstatieren wir übrigens — wie soeben hervorgehoben wurde — die Tatsachen des größeren oder geringeren Infektionsvermögens eines Erregers und das gelegentliche Erlöschen von Epidemien. Gerade in der Schweiz können wir gegenwärtig mit wünschbarer Deutlichkeit sehen, wie die Maul- und Klauenseuche sofort rasch zurückgeht und erstirbt, wenn kein neues Infektionsmaterial von auswärts (ich denke speziell an Italien) geliefert wird: Kurze Zeit erst sind die Grenzen unsres Landes gesperrt und schon melden die Zeitungen ein

Erlöschen der Krankheit[1], die noch im Jahr 1915 über 11 000 Stück Vieh ergriffen hatte.

Wenn GRASSI und LANG sagen, sie halten dafür, daß der Entwicklungscyclus nicht eines einzigen Bacteriums vollständig bekannt sei, so dürfen wir mit mindestens derselben Berechtigung behaupten, daß auch unsre Kenntnis vom Entwicklungscyclus vieler Protozoen noch sehr lückenhaft ist. Immer und immer wieder tauchen neben großen Flagellaten auch kleine, z. T. winzige, oft sogar filtirerbare Wesen auf, oder der Vorgang spielt sich umgekehrt ab: Zu bereits bekannten, kleinen Schmarotzern, welche an oder in den Blutkörperchen sitzen, gesellen sich mit der Zeit herpetomonas- oder trypanosomenähnliche, große Stadien und wenn wir nun nicht gleich totschweigen wollen, was uns nicht paßt, wie KNUTH es mit den kleinen Formen meiner Kulturen tut, so müssen wir die schon so oft diskutierte Frage erneut aufwerfen: Welche Rolle spielen jene großen Geschöpfe im Kreislaufe des Parasiten und in welcher Beziehung stehen sie zu ihren kleinen Artgenossen? SCHAUDINN hat versucht, darauf Antwort zu geben (*Haemoproteus noctuae*, *Babesia*).

Bekanntlich parasitieren die Individuen von *Haemoproteus noctuae* nach SCHAUDINN nicht nur im Blutplasma (der Eule), sondern sie dringen auch in bestimmten Stadien in die roten Blutkörperchen ein. Und zwar heften sich die jungen agamen Stadien — kleine Trypanosomen — mit ihrem geißeltragenden Vorderende zunächst an die Erythrocyten an. Dann wird die Geißel eingezogen und der Parasit nimmt die Ruheform an, welche den Ruhestadien von *Crithidia* und *Herpetomonas* sehr ähnlich sind. Auf dem Erythrocyten wächst der Schmarotzer indes nur bis zu einer gewissen Größe, dann nimmt er wieder Trypanosomenform an, bildet einen Geißelapparat aus, schwärmt eine Zeitlang frei im Blut herum und befällt wieder einen Erythrocyten. Das wiederholt sich, bis der Parasit schließlich auf einem Erythrocyten zur vollen Größe heranwächst. Schwärmt er wieder frei aus, so vermehrt er sich im Blutplasma durch eine Reihe aufeinander folgender Teilungen, wobei die Teilungsprodukte immer kleiner werden, welche wiederum an Erythrocyten wandern.

Nach einiger Zeit treten im Blut immer häufiger die Gametocyten auf, welche im roten Blutkörperchen sitzen, nicht außen, wie die Agameten, und zwar unterscheidet man Micro- und Macrogametocyten. Im Blut des Vogels erfolgt aber die Befruchtung nicht; die Microgameten gehen vielmehr bald zugrunde, wenn sie nicht aufgesaugt werden, während die Macrogameten, ähnlich wie diejenigen von *Plasmodium*, sich parthenogenetisch fortpflanzen. Soll die Befruchtung von *Haemoproteus noctuae* vor sich gehen, so muß der Parasit von *Culex* aufgesogen werden; hier erfolgt sie in der bei Malaria beschriebenen Weise (Doflein, Protozoenkunde, S 386).

---

[1] Das Seuchebulletin Nr. 37 1916 verzeichnet die Schweiz 1916 als seuchefrei. In Nr. 38 (25. September) erscheint wieder ein Fall in Urnäsch, einer in Niederbüren (der aber mit früheren Seuchefällen in derselben Gemeinde in Zusammenhang stehen dürfte) und einer im Schlachthaus St. Gallen »bei einem Transport italienischer Herkunft«.

Ich weiß, daß die Schule Novys an dem Zusammenhang, der nach Schaudinn zwischen den Parasiten des Blutplasmas und denjenigen der Blutzellen bestehen soll, Kritik übt[1]. Dieser Streit berührt uns indessen hier nicht; es sollen daher aus den Untersuchungen Schaudinns nur diejenigen zwei Punkte hervorgehoben werden, welche für den vorliegenden Fall speziell Bedeutung haben. Da erwähne ich 1. die Möglichkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung der Gameten. Doflein (Protozoenkunde, S. 181) sagt: »Die den Metazoeneiern ähnlichen großen Gameten der Protozoen sind in vielen Fällen zu einer selbständigen Entwicklung ohne Copulation fähig. Es sind das die Fälle, welche man als »Parthenogenesis der Gameten« beschrieben hat ... Die großen Gameten vermehren sich in Ausnahmefällen wie gewöhnliche Individuen ...« Ich habe bereits in meiner ersten Arbeit darauf hingewiesen, daß die Riesenformen unsres Erregers die ausgesprochene Tendenz zeigen, sich chromidial aufzulösen. Jedem, der meine Kulturpräparate besichtigt, wird diese Tendenz sofort mit jeder wünschbaren Deutlichkeit klar, und zwar beteiligt sich an diesem Prozeß auch der Schwanz des Parasiten. Bilden nun die kleinsten der durch diesen Zerfall entstandenen Kügelchen Schwänze aus, so entstehen aus ihnen genau dieselben spermoiden Geschöpfe, wie wir sie aus den zahllosen Kügelchen der Lymphe in der Kulturflüssigkeit haben entstehen sehen: Es sind die kleinen Formen der Fig. 27 der Taf. XII[2], während aus den größeren jener Kügelchen (s. Fig. 31 und 79 meiner ersten Arbeit) vermutlich wieder die Vorstadien (Fig. 31—57, erste Arbeit) der großen Individuen hervorgehen, die den Leishman-Donovanschen Körperchen ähnlich sind. Wir erinnern uns hier wieder an die Untersuchungen von Mattes und Battaglia (S. 580 und 583), deren Resultate den soeben erwähnten Ergebnissen meiner Maul- und Klauenseuche im Prinzip vollkommen entsprechen. — Jene kleinen spermoiden Geschöpfe sind — darauf habe ich in meiner ersten Arbeit bereits hingewiesen — im Grunde genommen nichts andres als Miniaturformen der großen Geschöpfe, deren ungeschlechtliche Fortpflanzung — durch Teilung sowohl wie durch Sporenbildung — der Vermehrung der kleinen Individuen durchaus entspricht. Es ist nur zu beachten, daß sich bei den letzteren Formen der »Körper« auf ein Kügelchen reduziert. Fassen wir die beiden großen Typen unsres Erregers — den kürzeren dicken und den längeren dünnen — als Gametocyten auf — und dieser Annahme steht vorläufig gar nichts im Wege —, so hätten wir hier tatsächlich Parthenogenesis der Gameten vor uns, wie sie anderwärts auch schon beobachtet wurde. An diesem Akt würden sich hier beide Gametocyten beteiligen.

---

[1] S. auch: Minchin, E. A. and Woodcock, H. M., Observations on the trypanosome of the little owl (Athene noctua). Quart. Journ. micr. Sc. Vol. LVII. 1911. S. 141.

[2] Bei einigen solcher in Reihen angeordneten Kügelchen habe ich in der Tat bereits deutliche Schwanzanhänge gesehen. Beispiele hierfür sind in den Fig. 55 und 56, Taf. XIII zu sehen.

Umgekehrt könnten wir nun auch schließen: Da die großen Formen unsres Erregers einer selbständigen — parthenogenetischen — Fortpflanzung fähig sind, liegt die Annahme sehr nahe, sie als Gameten, bzw. Gametocyten anzusprechen.

Für diese Annahme spricht sogleich noch eine andre Erscheinung, die wir schon oben berührten; damit kommen wir auf den zweiten Punkt zu sprechen.

A. Lang (loc. cit. S. 195/96) sagt: »Die neueren Untersuchungen berechtigen uns durchaus zu der Annahme, daß auch bei allen durch Zerfallteilung sich vermehrenden Protozoen von Zeit zu Zeit geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, daß bei gewissen Generationen Caryogamie (Conjugation, Copulation) eintritt.« Ich bin überzeugt, daß bei dem Erreger der Maul- und Klauenseuche die Voraussetzung Langs zutrifft. Es ist bereits darauf aufmerksam gemacht worden, wie auffallend schnell die Seuche in der Schweiz dem Erlöschen sich näherte, nachdem während des gegenwärtigen Krieges die Grenzen gesperrt werden mußten. Die Beobachtung ist so auffallend, daß sie niemand übersehen kann. Den raschen Rückgang der Infektion jetzt auf die Notschlachtungen zurückführen zu wollen, geht nicht an; wenn auch der Wert dieser Notschlachtungen nicht in jedem Fall angezweifelt werden soll, so haben wir anderseits im Kt. Thurgau und an andern Orten Beweise genug dafür, daß diese Maßregel allein das Land nicht seuchefrei zu machen vermag; radikal wirkt in dieser

Beziehung, wie wir deutlich sehen, einzig und allein die totale Grenzsperre[1].

Der Effekt einer totalen Grenzsperre (ganz besonders die Unterbindung des Verkehrs mit Italien, der Ausblieb des Sömmerungsviehes usw.) auf den Stand der Maul- und Klauenseuche in der Schweiz konnte mir bei der Abfassung der ersten Arbeit natürlich noch nicht bekannt sein. Ob der Vieh- und Menschenverkehr über unsre Grenzen jemals eine so vollständige Stockung aufwies, wie dies gegenwärtig der Fall ist, weiß ich nicht, aber ich möchte es bezweifeln. Jedenfalls ist das Experiment, das wir soeben zu machen gezwungen waren, für mich neu; es ist auch sehr lehrreich und hat auf mich einen starken Eindruck gemacht: Es beweist mir, daß der Zungenkrebs bei uns nicht endemisch geworden ist und nicht endemisch werden kann, sowenig wie Cholera und gelbes Fieber in Europa heimisch geworden sind. Daraus muß ich den Schluß ziehen, daß die Entwicklung, die wir bei *Aphthomonas* bisher kennen gelernt haben, noch lückenhaft ist; wäre der Zeugungskreis geschlossen, so würde ich keinen, aber auch nicht einen einzigen Grund einsehen, weshalb die Krankheit im Verlaufe von Jahrhunderten nicht auch bei uns hätte endemisch werden können. — Ich sehe vorläufig in der Entwicklung unsres Schmarotzers nur eine Lücke: Ich vermisse den Geschlechtsakt; mit größter Wahrscheinlichkeit spielt sich irgendwo die geschlechtliche Fortpflanzung des Parasiten ab. Selbstverständlich nicht im Rind, sondern — wie bei *Haemoproteus*, *Malaria* usw. — in einem Zwischenwirt. Und dieser Zwischenwirt (Insekt?) fehlt bei uns, während er in südlichen Gegenden, eben in den Ländern der Malaria, wohl aufgefunden werden könnte. Man wird mir sagen: »Das sind alles nur Vermutungen.« Ich weiß es; Tatsache aber ist und bleibt es, daß bei uns die Seuche erlischt, sobald kein neues Infektionsmaterial mehr über die Grenze kommen kann und daß diese wichtige Beobachtung im vorliegenden Falle besser erklärt werden könnte, wie ich es soeben versucht, glaube ich nicht. — Bei jenem, von mir vorausgesetzten Geschlechtsakt würden nun die großen Formen erst ihre eigentliche Rolle zu spielen beginnen.

---

[1] Das geben nun auch meine Gegner zu. Das Schweizerische Volkswirtschaftsdepartement erließ nämlich am 13. Dezember 1916 an sämtliche Kantonsregierungen ein Kreisschreiben, worin es heißt: »In Italien herrscht die Maul- und Klauenseuche in großer Ausdehnung; die Anzahl der verseuchten Provinzen, Gemeinden und Gehöfte ist in beständiger Zunahme begriffen. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln beim Einkauf und Transport der für die Schweiz bestimmten italienischen Schweine ist die Seuche im Laufe des vergangenen Sommers wiederholt nach dem Schlachthaus in Basel und in jüngster Zeit mehrmals nach dem Schlachthof in Zürich eingeschleppt worden. Mit den letzteren Einschleppungen stehen auch die übrigen Seuchenfälle im Kt. Zürich im Zusammenhang. Desgleichen sind offenbar die verschiedenen Verseuchungen im Kt. Tessin ebenfalls auf die italienische Einfuhr zurückzuführen und für den neuesten Seuchenherd in Vuarrens (Waadt) gibt es keine andre Erklärung, als die Verschleppung vom Schlachthaus in Lausanne aus, nach welchem ebenfalls italienische Schweinetransporte gelangten. Die Einfuhr aus Italien ist demnach mit größter Gefahr für unsern einheimischen Viehstand verbunden, um so mehr, als die Seuche zum Teil bereits in äußerst bösartiger Form auftritt ...«

Es ist ja zuzugeben, daß nicht alle Seuchenfälle, die wir z. B. im Kt. Thurgau seit der Grenzsperre zu verzeichnen hatten, auf Ansteckung durch italienisches Transportvieh zurückzuführen sind. Das ändert jedoch an der ganzen Sachlage prinzipiell nichts; denn das mir bekannt gewordene sporadische Auftreten von Maul- und Klauenseuche ließ sich entweder mit früheren Ausbrüchen in Beziehung bringen oder war auf sogenannte »Dauerausscheider« zurückzuführen. So brach in einem Stall kurz nach dem Klauenschneiden die Seuche erneut aus. (S. hierzu: ZSCHOKKE, E., Zur Pathologie der Maul- und Klauenseuche. Schweiz. Arch. f. Tierheilkunde. Bd. LIV. 1912. S. 505 und BÖHM, Zur Pathogenese der Maul- und Klauenseuche. Deutsche tierärztl. Wochenschr. 1913. Nr. 22. S. 337.)

Am eklatantesten bestätigt wohl der Kt. Graubünden meine oben ausgesprochene Behauptung. Dieser Kanton war, infolge seines intensiven Verkehrs mit Italien in Friedenszeiten, eigentlich perpetuell verseucht. Seit der Schließung der Grenzen ist dort die Maul- und Klauenseuche erloschen. Die für die Bündner Bauern jetzt so erfreuliche Situation wird sich wieder ändern, sobald nur die Grenzen wieder geöffnet sein werden.

Ich sage daher: Die Beobachtung, daß sich die großen Individuen unsres Schmarotzers parthenogenetisch fortzupflanzen vermögen, wodurch sie sich in Parallele stellen mit wirklichen Gameten, zusammen mit der andern, jüngst gemachten Beobachtung, daß die Maul- und Klauenseuche bei uns nicht endemisch werden kann, was auf einen Geschlechtsakt bei den Parasiten schließen läßt, der wiederum Gameten voraussetzt — diese zwei Beobachtungen machen es mir im höchsten Grade wahrscheinlich, daß die großen Geschöpfe meiner Kulturen Stadien sind, welche sich in irgendeinem Zwischenwirt in Gameten verwandeln. Ich lege also, wie man sieht, diesen Individuen jetzt eine größere Bedeutung bei, wie früher; hätten wir sie noch nicht gefunden, so müßten wir sie nachgerade erwarten. Dagegen werden diese Geschöpfe für einen gelungenen Impfversuch auch jetzt keineswegs verantwortlich gemacht; wenn sie Anteil haben an der Virulenz des Aphtheninhaltes oder derjenigen der Kulturen, so kann dieser Einfluß nur ein indirekter sein. Bei der Infektion spielt in meinen Augen auch jetzt noch direkt der »filtrierbare Teil« des Virus die Hauptrolle, wie ich es früher schon angenommen habe.

Solche Fragen, wie wir sie soeben bei dem Erreger der Aphthenseuche kurz diskutiert haben, berühren in erheblichem Maße auch die Trypanosomenforschung, weil hier trotz ausgedehnter Untersuchungen die Ansichten über den Dimorphismus und die Entwicklung noch immer auseinander gehen. So sagt z. B. Fischer[1]: ». . . Wie die Übertragung der Schlafkrankheit und sämtlicher Trypanosomenkrankheiten vom Kranken auf Gesunde durch die Glossinen zustande kommt, darüber sind sich die Forscher noch nicht einig. Bruce und Novy glaubten nur an eine rein mechanische Übertragung, d. h. die Fliegen sollten die beim Saugen am kranken Menschen oder Tier aufgenommenen Trypanosomen unverändert auf Gesunde übertragen. R. Koch und Kleine aber vermuten, daß sie erst im Verdauungskanal der Glossine einen geschlechtlichen Entwicklungsgang durchmachen müßten, ehe die betreffende Glossine durch ihre Stiche gesunde Menschen oder Tiere infizieren könne . . .«

Teichmann[2] hat in Deutsch-Ostafrika, und zwar hauptsächlich in Amani, Übertragungsversuche von Trypanosomenkrankheiten mit Glossinen ausgeführt, und zwar teils mit eingefangenen, teils mit selbstgezüchteten Stechfliegen, die er zuerst an kranken Tieren Blut saugen und dann gesunde Tiere stechen ließ. Die zahlreichen Versuche des Verfassers zeigen, daß es ganz außerordentlich schwierig ist, auf diese Weise Trypanosomiasis zu übertragen. »Es müssen da noch Momente mit in Frage kommen, die wir zurzeit noch nicht genügend kennen«, sagt der Verfasser.

Und der Referent einer Arbeit v. Prowazeks[3] bemerkt: »Da eine Entwicklungsgeschichte der frei beweglichen Bluttrypanosomen . . . noch immer von verschiedenen Seiten angezweifelt und das Vorhandensein eines Geschlechtsdimorphismus bei den Trypanosomen geleugnet wird, hat der Verfasser (v. Prowazek) erneut das Studium der Entwicklung des Ausgangsobjektes der Trypanosomenforschung, des Leucocytozoon aufgenommen . . .«

---

[1] Fischer, W., Beitrag zur Kenntnis der Trypanosomen. (Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. LXX. 1911. Heft 1. S. 93.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Referate. 1912. S. 163.

[2] Teichmann, Übertragungsversuche mit Glossinen. (Berliner klin. Wochenschr. 1914. S. 299.)

[3] v. Prowazek, S., Studien zur Lehre vom Geschlechtsdimorphismus der Trypanosomen. (Centralbl. f. Bakteriol. Abt. I. Originale. Bd. LXII. 1912. S. 269.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Referate. 1912. S. 371.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, die Literatur über Trypanosomen hier noch weiter zu verfolgen; die drei Beispiele, die leicht vermehrt werden könnten, mögen genügen. — Was nun zunächst die Bedeutung des Dimorphismus bei Trypanosomen anbelangt, so neigt die Wagschale ganz offenkundig zugunsten derjenigen Forscher, die in den verschiedenen Typen echte Gameten erblicken und damit bei den Trypanosomen eine geschlechtliche Fortpflanzung annehmen: Der Kampf mit der Tsetse erinnert doch allzusehr an den Kampf mit der *Anopheles*, die Abholzungen am Victoriasee[1] zur Vertreibung der Glossinen auffallend an die Trockenlegung der Malariasümpfe und an die Maßnahmen Gorgas[2] gegen die Fiebermücken am Panamakanal usw. Aber noch ein andres Moment ist sehr bedeutungsvoll: Die Glossinen müssen die Krankheitserreger eine Zeitlang im eignen Körper beherbergen, bevor die Fliegen wieder ansteckend wirken können. Würde die Infektion, wie Bruce und Novy annahmen, durch eine rein mechanische Übertragung vom Insekt aus erfolgen, so wäre tatsächlich nicht einzusehen, weshalb eine gewisse Zeit verstreichen muß, bis die Tsetse wieder infektiös werden kann. — Aus der umfangreichen Literatur will ich wiederum nur einige Beispiele anführen.

Teichmann haben wir oben schon erwähnt.

Fraser und Duke[3] spritzten Blut eines am Victoriasee geschossenen Buschbockes einer gesunden Ziege ein. Nach 10 Tagen traten Trypanosomen im Blute der Ziege auf . . . Die Übertragung auf Rinder, Ziegen, Schafe und Buschböcke gelang mittels künstlich gezüchteter *Glossina palpalis.* Die Fliegen wurden 27—37 Tage nach dem Saugen ansteckungsfähig.

Kinghorn und Yorke[4] gelang es . . . das *Trypanosoma* tierexperimentell auf Affen durch *Glossina morsitans* zu übertragen, und zwar durch selbstgezüchtete und auch durch gefangene. »Die Fliegen, von denen etwa 5% infiziert wurden, waren in etwa 14 Tagen nach dem Saugen am infizierten Tier infektiös . . . Anscheinend sind die zwischen dem 2. und 12.—14. Tage nach dem Saugen am infizierten Tiere in der Fliege vorhandenen Parasiten nicht infektiös.«

---

[1] Steudel, Über die Schlafkrankheit in Deutsch-Ostafrika. (Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. LIII. Referate. 1912. S. 357.)

[2] Thomson, D., Sanitation on the Panama-Canal-zone etc. (Ann. of trop. Med. and Parasit. Vol. VII. 1913. No. 1. p. 125.)

[3] Fraser, A. D. and Duke, H. L., An antelope trypanosome. (Proceedings of the Roy. Soc. Ser. B. Vol. LXXXV. 1912. No. B 576. p. 1.)

[4] Kinghorn, A. and Yorke, W., On the transmission of human trypanosomes by Glossina morsitans etc. (Ann. of trop. Med. and Parasit. Vol. VI. 1912. No. 1. p. 1.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIV. Referate. 1912. S. 125.

Nach Duke[1] beginnt die Entwicklung des *Trypanosoma* (*nanum*) im Enddarm der *Glossina palpalis* und schreitet allmählich bis zum Rüssel nach vorne vor . . . Fliegen, bei denen der Rüssel frei ist, scheinen nicht übertragungsfähig zu sein. Die Trypanosomen finden sich im Rüssel vom 25. Tage ab.

Kinghorn, Jorke und Lloyd[2] fanden nur die Fliegen infektiös, deren Speicheldrüsen Trypanosomen enthielten. Sie sind der Ansicht, daß zunächst eine Entwicklung im Verdauungstractus stattfindet und dann eine Einwanderung der Trypanosomen in die Speicheldrüsen....

Kleine, Fischer und Eckard[3] finden, daß Stämme, die erst vor kurzem den Fliegenkörper passiert haben, besonders fähig sind, von neuem Glossinen zu infizieren. Trypanosomen dagegen, die lange Zeit im Säugetier lebten, besitzen die Fähigkeit nicht mehr im gleichen Grade.

Winne[4] behandelt die Rolle der Insekten bei der Übertragung einer ganzen Anzahl tropischer und subtropischer Krankheiten, und zwar bei dem Texasfieber, der Filarieninfektion, der Malaria, dem Gelbfieber, dem Dengue-, Breakbone- und Dandyfieber, beim Flecktyphus, bei dem Rückfallfieber, dem Zeckenfieber, dem Rocky-Mountain-Fieber, der Kala-azar oder dem Dum-Dum-Fieber, beim Papatacifieber, bei der epidemischen spinalen Kinderlähmung, also vorwiegend bei den durch Protozoen bedingten Erkrankungen, »bei denen die als Zwischenträger wirkenden Insekten die Krankheitserreger nicht einfach rein mechanisch übertragen, sondern sie selbst eine gewisse Zeit im eigenen Leibe beherbergen«...

---

[1] Duke, H. L., The transmission of Trypanosoma nanum (Lav.). (Proceedings of the Roy. Soc. Ser. B. Vol. LXXXV. 1912. No. B 576. p. 4.)

[2] Kinghorn, A., Jorke, W. and Lloyd, L., On the development of Trypanos. rhodesiense in Glossina morsitans. (Ann. of trop. Med. and Parasit. Vol. VI. 1912. No. 4. p. 495.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LVII. Referate. 1913. S. 393.

[3] Kleine, F. K., Fischer, W. und Eckard, B., Über die Bedeutung der Speicheldrüseninfektion bei der Schlafkrankheitsfliege (Glossina palpalis). (Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. LXXVII. 1914. S. 493.)

[4] Winne, Charles K., The role of insects in the transmission of disease. (Albany med. Annales. Vol. XXXIV. 1913. p. 573.) (Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Referate. Bd. LXII. 1914. S. 19.)

Dazu kommen die positiven Angaben über geschlechtliche Entwicklung der Trypanosomen von v. PROWAZEK, FISCHER, KLEINE, CHAGAS, MACHADO u. a.

Nach v. PROWAZEK (loc. cit.) stellt sich der Entwicklungskreis des Huhnleucocytoons im Vogelorganismus folgendermaßen dar:

a) Agamogonie von zwei Typen; Agamonten verlassen zuweilen entweder die Wirtszelle oder wandern mit einem Teil derselben noch herum und dringen in andre Zellen ein. Die Agamonten höhlen den Wirtskern aus. (Man vergleiche damit unsre Angaben über den Erreger der Aphthenseuche.)

b) Freie Formen, die kleine Trypanosomen darstellen.

c) Große Trypanosomen.

d) Gamogonie.

FISCHER (loc. cit.) trat der Frage näher, ob *Trypanosoma Brucei* in der *Glossina palpalis* seine geschlechtliche Entwicklung durchmachen kann . . . Da in Nianza eine große Palpaliszucht vorhanden war, konnte Verf. mit gezüchteter *Glossina palpalis* Übertragungsversuche vornehmen. Es zeigte sich, daß die geschlechtliche Entwicklung der Trypanosomen nicht vor dem 18. Tage beendet ist. Die *Glossina palpalis* ist nicht nur der Wirt des für den Menschen sehr pathogenen *Tryp. gambiense*, sondern es können in ihr auch andre Trypanosomen ihren geschlechtlichen Entwicklungsgang durchmachen . . .

Nach CHAGAS[1] findet in *Conorhinus* (*Triatoma megistus* Burm.) ein geschlechtlicher Entwicklungsprozeß des *Schizotrypanum cruzi* statt.

Über die Trypanosomenstudien von F. K. KLEINE siehe: Deutsche med. Wochenschrift 1909. Nr. 11, 21, 27, 45; 1910. Nr. 30.

MACHADO[2] unterscheidet bei *Trypanosoma rotatorium* Gr.:

a) den geschlechtlichen Typus;

---

[1] CHAGAS, C., Nova entidade morbida da homem. (Mem. do Inst. Oswaldo Cruz. T. III. 1911. Fasc. 2. p. 219.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. 55. Referate. 1912. S. 74. Ferner: CHAGAS, C., Le cycle de Schizotrypanum Cruzi chez l'homme et les animaux de laboratoire. (Bull. Soc. de Pathol. exot. T. IV. 1911. p. 467.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. 1912. Referate. S. 107.

[2] MACHADO, A., Cytologische Untersuchungen über Trypanosoma rotatorium Gr. (Mem. do Inst. Oswaldo Cruz. T. III. 1911. Fasc. 1. p. 109.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. 1912. Referate. S. 369.

1. große längliche,
2. kleine längliche und
3. abgerundete, geißellose Formen;

b) den ungeschlechtlichen Typus. —

Aus meinen Untersuchungen über Maul- und Klauenseuche geht also hervor, daß der Erreger sowohl aus sehr kleinen, wie aus relativ sehr großen Individuen besteht. Jene, also die kleinen Individuen, sind im Blute »intra- und extraglobulär« und bestehen aus ungeschwänzten (kugeligen, ovalen, birnförmigen oder gestreckten — geraden oder gebogenen —) und geschwänzten (spermoiden) Geschöpfen, die sich intraglobulär einrollen und zu Ringformen werden können, während sie sich extraglobulär an die Blutkörperchen anheften oder anlegen (Textfig. 27). Die kugeligen, ovalen und gestreckten (mehr oder weniger gebogenen) und die spermoiden Formen finden wir, wie gesagt, sowohl in den roten Blutkörperchen, wie frei im Serum, während ich bis jetzt die Ringformen nur im Innern der Erythrocyten angetroffen habe. Die geißellosen kugeligen Wesen — vermutlich amöboid — werden das Hauptkontingent zum filtrierbaren (also die Filterporen wirklich passierenden) Teil des Virus liefern. — Alle diese Formen finden wir auch im Gewebe, allerdings mit reduzierten Schwänzen; in der Lymphe konstatiere ich vorherrschend die Kugelform, oft bereits mit relativ großem Schwanzanhang ausgestattet (Fig. 26, Taf. XII). — Die großen Individuen (bis jetzt mit wenig Ausnahmen nur in den Kulturen angetroffen) zeigen ausgesprochenen Dimorphismus. —

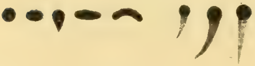


Fig. 27.

Wir haben nun bereits auf S. 580 und 582 erfahren, wie außerordentlich gut die Beobachtungen von Battaglia und Mattes an Trypanosomen mit den Resultaten meiner eignen Forschung übereinstimmen. Aber wir haben auch gehört, daß die großen Individuen von *Aphthomonas* in winzige, rundliche Derivate zerfallen, die dem filtrierbaren Teil des Virus entsprechen, und aus einem Teil desselben wieder entstehen können, daß also diese Individuen eine Entwicklung haben.

Mattes nimmt, wie wir konstatieren konnten, bei seinen Trypanosomen einen ganz ähnlichen Vorgang an; denn es wäre undenkbar, sagt dieser Forscher, daß die vollentwickelten Formen durch die Lymphspalten des Bauchfells aufgenommen werden könnten und dann treten im Blute nicht die großen Formen, sondern die ganz kleinen, rundlichen gegeißelten Geschöpfe zuerst auf, aus denen die vollentwickelten Individuen wieder entstehen müssen.

Knuth aber meint, es »erübrige sich«, auf solche Vorgänge, wie ich sie bei *Aphthomonas* gesehen, näher einzugehen. Ich will daher diesem Kritiker mit weiteren diesbezüglichen Beispielen aus der Literatur aufwarten.

Buchanan[1] berichtet über die Entwicklungsformen des *Trypanosoma Brucei* in der Springmaus *Gerbillus*. »Wenn die Tiere bestimmte Zeit nach der intraperitonealen Impfung getötet und Ausstriche von den verschiedenen Organen untersucht wurden, so fanden sich in den roten Blutkörperchen aus der Milz Entwicklungsformen, die ganz denen entsprachen, die Chagas für *Schizotrypanum Cruzi* beschrieben und abgebildet hat. Nachdem die ersten derartigen Befunde erhoben waren, wurden systematische Untersuchungen angestellt und von Tag zu Tag Ausstriche von Lungen, Milz, Knochenmark und Achseldrüsen gemacht. Es fanden sich außer den intracorpusculären Formen auch encystierte Formen, die am 7. und 8. Tage auftraten. Bei den intracorpusculären Formen aus der Milz fanden sich alle Formen von sehr kleinen Ringen mit zwei Chromatinhaufen bis zu fast ausgewachsenen Trypanosomen, denen aber undulierende Membran und Geißel fehlten. Ringe fanden sich auch außerhalb der roten Blutkörperchen frei im Plasma. Sie schienen encystiert zu sein und zeigten eine ähnliche Entwicklung wie die Formen im roten Blutkörperchen . . . Auffällig war das Vorhandensein von freien Chromatinkörnern in allen Ausstrichen vom 2. Tage ab. Sie stammten offenbar von zerfallenden Trypanosomen ab und bildeten vielleicht ein erstes Stadium in der Entwicklung . . .«

Ranken[2] hat die »infektiösen Granula« der Trypanosomiasis im *Trypanosoma gambiense* bei allen Fällen von Schlafkrankheit beobachtet. Es sind kleine, runde, stark lichtbrechende Körperchen, etwa drei bis vier in einem *Trypanosoma*. Das Austreten derselben aus dem Parasiten wurde ebenfalls festgestellt und die freien

---

[1] Buchanan, G., Note on developmental forms of Trypanosoma brucei etc. (Proc. of the Roy. Soc. Ser. B. Vol. LXXXIV. 1911. p. 161.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. 1912. Referate. S. 110.

[2] Ranken, H. S., Granula-shedding in Trypansoma gambiense. (British med. Journ. 1912. Vol. II. p. 408.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LVI. Referate. 1913. p. 9.) Siehe auch: Sleeping Sickness Bulletin. Vol. IV. No. 40. (London [Tropical Diseases Bureau] 1912.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LV. Referate. 1913. S. 7.

Granula in Lymphdrüsen und inneren Organen — Leber, Milz und Lunge — nachgewiesen. Die Granula besitzen zunächst Birnform, entwickeln dann aber eine Geißel und sind aktiv beweglich ...

Fry und Ranken[1] kommen zu folgenden Resultaten: »Die Erscheinung der Ausstoßung von Körnchen aus Trypanosomen steht mit der Entwicklung dieser Lebewesen in naher Beziehung. Sie ist namentlich bedeutungsvoll bei chronischer Trypanosomiasis, bei der die Trypanosomen für lange Zeit aus dem Blute eines kranken Tieres verschwinden können. Hierdurch erklärt sich die allgemein bekannte Tatsache, daß Blut, in dem keinerlei Trypanosomen nachweisbar sind, für empfängliche Tiere ansteckend sein kann, für deren Erklärung man oft an ein ultramikroskopisches Stadium der Erreger gedacht hat[2] ... Die hier in Betracht kommenden infektiösen Körnchen stammen wahrscheinlich vom Kern ab und sind nicht mit solchen Körnchen zu verwechseln, die aus der aufgenommenen Nahrung entstanden sind ... Man kann sehr gut verfolgen, wie die Körnchen in den Trypanosomen entstehen, ausgestoßen werden und frei im Blute erscheinen. Der Nachweis gelang bei einer ganzen Reihe verschiedener Trypanosomen, leichter bei den schnell verlaufenden Krankheitsformen, schwieriger bei denen mit langsamem Krankheitsverlauf. Es ist wahrscheinlich, daß die Ausstoßung der Körnchen zu einem ganz bestimmten Zeitpunkte im Leben der erwachsenen Trypanosomen stattfindet. Werden die Trypanosomen durch die Wirkung von Arzneimitteln abgetötet, so können sich die Körnchen noch aus den toten Trypanosomen in lebensfähigem Zustande freimachen« (s. die Versuche von Battaglia, S. 580/81 dieser Abhandlung). »Das Körnchen selbst, wie es im Blute und in den Geweben angetroffen wird, ist ein kleines rundliches oder birnförmiges Körperchen mit deutlicher Beweglichkeit ... Diese Körperchen wachsen heran und haben zunächst Ähnlichkeit mit den LEISHMAN-DONOVANschen Körperchen bei Kala-Azar« (s. die Fig. 31—57, Taf. II meiner ersten Arbeit). »Sie finden sich oft in großen Mengen in Lungen, Knochenmark und Milz und bei akuter Trypanosomiasis kann der Tod eintreten dadurch, daß die Hirngefäße mit diesen Formen verstopft werden[1]. Allmählich entwickeln sich hieraus geißeltragende Formen und schließlich deutliche Trypanosomen ... Es gelang mit Flüssigkeit, die nur diese Körnchen enthielt und keine Trypanosomen, die Trypanosomenkrankheit auf Versuchstiere künstlich zu übertragen ...«

---

[1] Fry, W. B. and Ranken, H. S., Further researches on the extrusion of granules by trypanosomes etc. (Proc. of the Roy. Soc. Ser. B. Vol. LXXXVI. 1913. p. 377.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIX. Referate. 1914. S. 169.

[2] Bei dieser Gelegenheit erinnern wir uns natürlich auch wieder an die Filtrierbarkeit der Trypanosomen, wie sie bereits von Mc Neal und Nory (s. meine erste Arbeit, S. 6) und dann von Battaglia (s. vorliegende Abhandlung) konstatiert worden ist. — Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Kügelchen, von denen Fry, Ranken, Buchanan und Mattes sprechen, die Korpuskeln sind, welche durch das Filter gehen, genau so, wie bei Battaglia. Ultravisibilität und Filtrierbarkeit werden also hier auf einen Schlag erledigt und zwar exakt so, wie ich es bei dem Erreger der Maul- und Klauenseuche getan.

Selbst bei Spirochäten sind ähnliche Vorgänge beobachtet worden. So konnten

O'FARRELL und BALFOUR[2] bei der Untersuchung von zwei frischen syphilitischen Primäraffekten feststellen, daß die Granulaausstoßung bei den Spirochäten bereits vor der Behandlung der Patienten begann. Diese Erscheinung dürfte daher wahrscheinlich ein Stadium im Lebenslaufe der Spirochäten sein. Sie ist immerhin nicht so deutlich ausgeprägt, als nach der Salvarsanapplikation. Derselbe Vorgang, d. h. die Granulaausstoßung wurde auch bei andern Spirochäten, die mit denen der Syphilis vergesellschaftet waren, insbesondere bei *Sp. refringens* beobachtet. Da durch Einverleibung von Salvarsan der Prozeß gesteigert wird, halten ihn die Verf. für eine Abwehrmaßregel seitens der Spirochäten, die ihre völlige Vernichtung hinan halten soll, analog der Bildung von resistenten Sporen bei gewissen Bacterienarten ...

Die »infektiösen Granula«, von denen wir hier Notiz genommen, sind zweifellos dieselben Gebilde, die MATTES zur Erklärung seiner Beobachtungen hat annehmen müssen, es sind dieselben »kleinen rundlichen Fortpflanzungsprodukte«, in die er seine großen Formen zerfallen ließ und wir stehen offenbar in diesem Punkt vor einer wichtigen, weitverbreiteten Erscheinung im Leben der Microorganismen. Der Zerfall der großen Formen meiner *Aphthomonas* in kleine Kügelchen ist also ein Vorgang, der keineswegs isoliert dasteht, wie Knuth meint, sondern sich in gewissen Variationen weithin wiederholt; denn den Austritt von »Chromatinkörnchen« aus dem Leibe von Trypanosomen kann ich doch nur als eine Modifikation des Zerfalles der *Aphthomonas* und des von Mattes angenommenen und zum Teil auch konstatierten Prozesses ansehen. In allen diesen Fällen würde es sich End aller End — wie gesagt — um eine Parthenogenesis von Gameten handeln und es läßt sich nicht leugnen, daß wir damit wieder in die Nähe der Ansicht von Grassi und Lang gerückt sind, wonach auch im Reiche der Schizomyceten geschlechtliche Akte erwartet werden könnten. Die wegwerfende Geste, die Knuth gegenüber meiner Meldung von der Sporenbildung bei den großen Individuen von *Aphthomonas* macht, mutet um so eigentümlicher an, als er und Bonger[1] bei ihren »Potsdamer Trypanosomen« eine Beobachtung machten, die uns lebhaft an die Untersuchungen von Mattes und die andern Meldungen von Zerfall oder Granulaausstoßung bei Trypanosomen erinnern. Knuth und Bonger machen nämlich darauf aufmerksam, daß in den Giemsapräparaten ihrer Trypanosomen eine auffallend große Zahl leuchtend roter Granula nachweisbar gewesen seien. Diese Beobachtung ist der einzige Berührungspunkt, der zwischen den Resultaten seiner Untersuchungen und den meinigen besteht; sonst treffen sich unsre Forschungen nirgends. Knuth selbst hat diesen Berührungspunkt nicht gesehen; hieraus und aus seinem ganzen Verhalten dieser Angelegenheit gegenüber muß ich schließen, daß die soeben erörterte Fortpflanzung großer Trypanosomenformen Knuth unbekannt geblieben ist. Dieser Kritiker hat wahrlich die geringste Ursache, andern Mangel an Literaturkenntnis vorzuwerfen. — Vielleicht ist es mir im Verlauf der Diskussion auch gelungen, Frei von der Unhaltbarkeit seiner Streptococcenhypothese zu überzeugen. —

---

[1] Wir erinnern uns hier an unsern Erklärungsversuch für das Auftreten von Infektionen in den Klauenspalten.

[2] O'FARRELL, W. R. and BALFOUR, ANDREW. Granule shedding in Treponema pallidum and associated spirochaetae. Collected papers reprinted from the Journ. of the Roy. Army Medic. Corps. London (J. Bale, sons and Daniels son). Vol. I. 1912. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIX. Referate. 1914. S. 292.

Knuth behauptet ferner, »daß sich aus dem Blute gesunder Rinder leicht Flagellaten züchten lassen, die nach Größe, Gestalt und innerer Einrichtung mit der *Aphthomonas infestans* Stauffachers die allergrößte Ähnlichkeit besitzen«[2] und fährt dann fort: »Die von Stauffacher zur Färbung seiner Flagellaten angewendete Färbemethode hat keine guten Bilder gegeben. Trotzdem wird jeder, der die fraglichen, aus dem Blute der Rinder züchtbaren Flagellaten gründlich kennt, ihre Identität mit den von STAUFFACHER in seiner Arbeit gebrachten Abbildungen ohne weiteres zugeben, um so mehr, als auch seine übrigen Angaben über Größe, Wachstum usw. genau mit dem übereinstimmen, was darüber jetzt allbekannt ist.«

---

[1] Knuth und Bonger, Nachweis von Trypanosomen bei einem Schlachtochsen usw. (s. hinten S. 621).

[2] Von mir gesperrt. Stauffacher.

Nach diesem Schluß, den KNUTH aus seinen Angaben zieht, müßten wir wirklich um das Schicksal wenigstens der großen Formen meiner Kulturen besorgt sein; die kleinen Geschöpfe würden vorläufig noch unbehelligt bleiben. Die Gefahr wird aber bald abgewendet, wenn wir die Sachlage genauer prüfen. — Hören wir zunächst, was DOFLEIN (Protozoenkunde, S. 263) sagt: ». . . Vielfach sind die in nahe verwandten Wirten unter ähnlichen Bedingungen vorkommenden Parasiten morphologisch wohl unterscheidbar. In andern Fällen sind aber die morphologischen Unterschiede gering oder fehlen ganz (für unser Wahrnehmungsvermögen); dann sind aber z. B. bei Spirochäten und Trypanosomen deutliche biologische Unterschiede vorhanden, indem eine Art z. B. nur in ihrem eignen Wirt sich gut vermehrt, während sie in allen andern nur kümmerlich oder gar nicht gedeiht; auch sind durch die Methoden der Blutbiologie dann chemische Unterschiede der Formen nachweisbar . . .«

Wenden wir das, was DOFLEIN sagt, auf unsern Fall an, so würde das Ergebnis folgendermaßen lauten: Selbst dann, wenn die von KNUTH und seinen Mitarbeitern beschriebenen Formen aus dem Blute der Rinder morphologisch sogar identisch wären mit den großen Individuen meiner *Aphthomonas*, so wäre damit allein absolut noch kein Beweis dafür erbracht, daß es dieselben Geschöpfe sind. Immer und immer wieder wird von den verschiedensten Autoren darauf hingewiesen, wie unter Umständen sogar relativ weit auseinander liegende Arten Stadien annehmen, die einander morphologisch entsprechen, wie anderseits ein und dasselbe Geschöpf gelegentlich morphologische Differenzierungen zeigt, die uns glauben machen könnten, wir hätten es tatsächlich mit verschiedenen Arten zu tun, man denke in dieser Beziehung nur an *Trypanosoma paddae* Thiroux, *Tryp. avium* Novy, *Tryp. rotatorium*, *Tryp. Grayi*, *Herpetomonas culicis* Novy usw.

Nach ROBERTSON[1] ist *Trypanosoma gambiense* eine vielgestaltige Art mit einer Reihe von Formen, die allmählich ineinander übergehen ...«

---

[1] ROBERTSON, M., Notes on the polymorphism of Trypanosoma gambiense etc Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LVI. Referate. 1913. S. 8.

Roubaud[1] fand unter 530 untersuchten Exemplaren von *Glossina palpalis* 30 mit *Tryp. Grayi* infiziert; er konstatiert, daß der Parasit innerhalb der Fliege die verschiedensten Formen zeigt.

Machado (loc. cit.) ist der Ansicht (wie Doflein), daß viele der als verschiedene Arten beschriebenen Froschtrypanosomen nur morphologisch differente Zustände desselben *Tryp. rotatorium* sind.

Battaglia[2] sagt: »... Durch meine zahlreichen Versuche ... habe ich feststellen können, daß das *Tryp. Brucei* in seiner vollentwickelten, d. h. in der Form, in welcher es von Bruce ... beobachtet wurde ... sowohl in frischen, wie in gefärbten Präparaten keine konstante Länge und Breite und keine konstante Proportion zwischen seinen einzelnen Teilen aufweist ...«

Derartige Betrachtungen ließen sich leicht auch auf die Metazoen und die Pflanzen ausdehnen.

Wir haben übrigens im Verlaufe unsrer Untersuchungen und Vergleichungen selbst eklatante Fälle angetroffen, die als Illustrationen sehr gut hierher passen. Niemand wird daran zweifeln, daß *Leishmania* und Aphthenseuche zwei verschiedene Erscheinungen sind. Trotzdem finden wir bei der letzteren in den roten Blutkörperchen Insassen, die gewissen Stadien bei *Leishmania* morphologisch nicht nur »äußerst ähnlich«, sondern sogar kongruent sind; ich meine jene eingerollten Formen mit verdickten Enden, wie wir sie in den Fig. 16, 19, 22 und 29, Taf. I der ersten Arbeit und in Fig. 41, Taf. XIII und Textfig. 17, 18, 20, 22, 26 der vorliegenden Abhandlung abgebildet haben. Wäre morphologische Übereinstimmung entscheidend für die systematische Stellung, so müßte ich zur Überzeugung kommen, daß ich bei meinen Untersuchungen eigentlich nicht den Erreger der Maul- und Klauenseuche, sondern denjenigen der Aleppobeule unter den Händen hatte. Oder habe ich gar das Ostküstenfieber der Rinder beschrieben? Man könnte es fast meinen, wenn man die Textfig. 4 vergleicht mit den spermoiden Formen meiner Kulturen und Präparate.

---

[1] Roubaud, E., Cysto-trypanosoma Grayi (Novy), trypanosome propre de Glossina palpalis etc. C. r. Soc. de Biol. T. LXXII. 1912. p. 440. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. 53. 1912. Referate. S. 369.

[2] Battaglia, M., Einige Untersuchungen über das Tryp. Nagana. Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Originale. 1910. S. 115.

Mein Gegner wertet augenscheinlich die morphologischen Merkmale hoch; schon darin unterscheidet sich sein Standpunkt prinzipiell, unüberbrückbar, von dem meinigen. Wir wollen daher nicht verfehlen, noch einmal festzustellen, daß uns die moderne, auf chemischer Grundlage basierende Zellforschung weder bei morphologischen Unterschieden noch Ähnlichkeiten zu weittragenden Schlüssen ermächtigt, wir würden sonst noch ganz andre Differenzen zusammenreimen, wie dies durch Knuth in unserm Streitfall geschieht; wir würden z. B. — um nur einen Fall noch zu erwähnen — sämtliche Kernspindeln mit ihren Chromosomen als identisch betrachten, während sich chemisch der ungeheure Unterschied ergibt, daß die einen Chromosomen ausschließlich aus oxychromatischem (nucleolarem) Material bestehen, ohne eine Spur von Basichromatin zu enthalten, während sie in andern Fällen so viel Basichromatin aufweisen, daß die konforme protoplasmatische (oxychromatische) Unterlage lange Zeit übersehen wurde.

Nun gibt aber Knuth direkt zu, daß seine Flagellaten und die von mir gezüchteten *Leptomonas*-Formen selbst morphologisch nicht identisch sind; nach seinen eignen Worten besitzen sie nur die »allergrößte Ähnlichkeit«. Wir wollen uns das merken und die Angabe später auf ihre Richtigkeit prüfen. Außerordentlich interessant wäre es für mich allerdings gewesen, wenn Knuth seine Geheimnisse verraten und uns gesagt hätte, welche Beobachtungen ihn dazu bestimmt, nur von einer »allergrößten Ähnlichkeit«, nicht aber von morphologischer Identität zu sprechen; es müssen ihm doch gewisse Differenzen aufgefallen sein, er würde sonst nicht verfehlt haben, die Kongruenz der Formen scharf zu betonen.

Darüber schweigt sich Knuth — wie wir noch sehen werden mit gutem Grunde — vollständig aus; wir werden daher an Hand der Literatur diese Unterschiede selbst aufzudecken haben. Momentan will ich mich jedoch mit diesem Punkt nicht weiter befassen, damit der Zusammenhang in meiner Darstellung nicht gestört werde. Ich begnüge mich daher vorläufig mit einer prinzipiellen Auseinandersetzung und komme später auf das Detail in der morphologischen Seite unsres Streitfalles zurück.

Es folgt also die Vergleichung meiner großen Formen mit Knuths Flagellaten vom chemischen Standpunkt aus. »Die von Stauffacher zur Färbung seiner Flagellaten angewendete Färbemethode hat (bei Knuths Flagellaten) keine guten Bilder gegeben.« Was soll das heißen? Wir sind auf chemisch-physikalischem Gebiet an eine präzisere Ausdrucksweise gewöhnt und können uns mit derartigen Phrasen nicht begnügen. Wir wollen daher den Satz so fassen, daß er die Situation klarer wiedergibt: Knuths Flagellaten und die meinigen stimmen chemisch miteinander nicht überein; ihre chemischen Bedürfnisse sind verschieden. Augenscheinlich mißt Knuth dieser Erscheinung wenig Bedeutung bei und damit berühren wir die zweite fundamentale Differenz in den Ansichten Knuths und den meinigen: Die total verschiedene Wertung chemischer Merkmale. Aber jeder Mikroskopiker, der mit gediegener chemischer Schulung seine microchemischen Reaktionen anstellt, weiß, wie ungeheuer fein der celluläre Chemismus ist — Kossel spricht geradezu von einem »chemischen Mechanismus«, der nach gemeinsamem Prinzip in den verschiedenartigen lebenden Teilen arbeitet — und wie absolut scharf sich unmittelbar nebeneinander liegende microsomale Portionen des Zellkörpers differenzieren, falls man bei der Fixierung die chemische Eigenart der verschiedenen Eiweißkörper so wenig als möglich beeinflußt und den Protoplasten und seine Derivate diejenigen Farbstoffe freiwillig auslesen läßt, zu denen sie Affinität haben[1] (elektive Methoden). Die Zellvorgänge sind zum guten Teil chemische Prozesse und daher auch nur vom chemischen Standpunkt aus zu verstehen und nur mit chemischen Mitteln und Methoden zu ergründen. Und der Chemiker deckt in diesen Regionen mit seinen Reagentien Geheimnisse und Unterschiede auf, die wir bei rein morphologischer Betrachtungsweise nie hätten ahnen können; darüber dürfte nun nachgerade kein Zweifel mehr bestehen. Ich sage daher: Selbst dann, wenn Knuths Flagellaten morphologisch den meinigen absolut kongruent wären, so müßte die von Knuth selbst zugegebene chemische Differenz zwischen ihnen unsern Streit alsbald und endgültig entscheiden.

Knuth faßt seine Mitteilung möglichst unklar und allgemein. Ich habe in meiner ersten Arbeit ausdrücklich von zwei verschiedenen großen Typen gesprochen. Kennt Knuth bei seinen Flagellaten auch zweierlei Formen? Wenn ja: Versagt die Methode bei beiden oder nur bei der einen und welche Teile des Organismus verweigern denn eigentlich die Aufnahme des Farbstoffes? Darüber verlautet bei Knuth so wenig, wie über die morphologischen Differenzen und wir werden daher — gestützt auf die weiter vorn gemachten Erörterungen — auch die chemischen Unterschiede selbst aufdecken müssen. Und das können wir ohne Mithilfe Knuths und ohne seine Präparate gesehen zu haben: Zweifellos ist der Bewegungsapparat seiner Flagellaten schuld an dem ungenügenden färberischen Effekt. Denn der eigentliche »Körper« der in Frage stehenden Individuen hat keine Ursache, meine Farbstoffe zu refüsieren, am allerwenigsten der Kern und der Blepharoplast; Ursache hierzu aber hätte ein Geißelapparat in seiner ganzen Ausdehnung, weil solche Organellen, wie ich früher bereits auseinandersetzte, durchaus oxyphiler Natur sind, neutrale Farbstoffe also nicht akzeptieren und auch cyanophil nicht, oder nur noch sehr schwach reagieren (s. Spermatozoidenschwänze). Das ist ja eben das höchst Eigentümliche und Interessante bei meiner *Aphthomonas*, daß ihre Bewegungsorganellen nicht Geißeln im gewöhnlichen Sinne des Wortes sind, sondern »Schwänze«. Mit andern Worten: Der Körper erzeugt keinen spezifischen locomotorischen Apparat, sondern er setzt sich selbst direkt in den Schwanz fort, er verjüngt sich in ihm; das kann unmerklich geschehen (bei den langen Formen) oder auch mit mehr oder weniger deutlicher Einschnürung (bei den kürzern, dicken Typen).

---

[1] Hch. Stauffacher, Zellstudien. I. Bemerkungen zu den Methoden moderner Zellforschung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIX. Heft 3. 1914.

Der Schwanz der *Aphthomonas* ist also nicht ein Erzeugnis, ein Derivat des protoplasmatischen Leibes, sondern er ist ein Teil dieses letzteren selbst und hat, wie dieser, die Fähigkeit, aus seinem oxychromatischen Grundmaterial cyanophil reagierende Elemente hervorgehen zu lassen, sich »chromidial« aufzulösen. Ja, es scheint — darauf habe ich in der ersten Arbeit bereits hingewiesen — daß diese Auflösung im Schwanz beginnt und sich von hier auf den Körper des Protozoons fortsetzt (s. Fig. 75, 77, 78, 95, 97 meiner ersten Arbeit). Genau derselbe Vorgang spielt sich ja auch in den Schwänzen des »filtrierbaren Teiles« meiner Kulturen ab.

Die Tendenz der oxychromatischen Grundlage der Schwanzanhänge meiner Protozoen, cyanophile Elemente zu erzeugen, macht uns ihre Fähigkeit, selbst cyanophil zu reagieren, verständlich; ähnlich verhält sich ja der Nucleolus der Gewebszellen; seine Grundsubstanz ist durchaus oxyphil; trotzdem verhält er sich unter gewissen Bedingungen auch basophil, weil er der Ort der »Chromatin«- (Nuclein-) Synthese ist. Das sind Dinge von einschneidender Bedeutung und wenn ihnen Knuth kein besonderes Interesse abgewinnen kann, so begreife ich das einigermaßen; verwahren dagegen möchte ich mich davor, daß er durch Mißachtung grundlegender Dinge und Geringschätzung microchemischer Reaktionen mir gegenüber mit falschen Schlüssen operiert. Die färberischen Differenzen zwischen den Flagellaten Knuths und meiner

Aphthomonas verraten mir eine viel tiefer gehende Divergenz, wie sie mein Gegner zu ahnen scheint; sie sind so einschneidender Natur, daß — und das ist nichts andres wie die logische Konsequenz aus dem Gesagten — auch die morphologischen Unterschiede zwischen unsern Formen weitaus bedeutender sein müssen, wie uns Knuth glauben machen will; zum mindesten müssen sie sich im Bewegungsapparat einstellen. Gerade hier markiert sich ja auch die Differenz zwischen der *Aphthomonas* und der ihr sonst äußerst ähnlichen *Leishmania*: Letztere besitzt eine Geißel, erstere nicht[1]. Aber auf solche Dinge achtet eine blinde Kritik nicht; was ihr im Wege steht, das ist »vermeintlich« oder »angeblich« oder überhaupt nicht der Rede wert.

Ich wiederhole: Nach Knuths eignen Angaben sind die von ihm und seinen Mitarbeitern gezüchteten »Flagellaten« meiner *Aphthomonas* morphologisch ähnlich, chemisch von ihr verschieden und — nun kommt der wunderbare Schluß: »trotzdem mit ihr identisch«! Also »**trotz**« der Verschiedenheiten mit ihr **identisch.** Was sich doch die Logik gelegentlich nicht alles gefallen lassen muß; was könnte man nicht alles zusammenreimen, wenn man allen Verschiedenheiten »zum Trotz« operieren wollte!

Mit derselben Logik, die wir soeben kennen gelernt haben, arbeitet Knuth nun auch weiterhin. Einerseits nämlich behauptet er, »jeder, der die aus dem Blute gesunder Rinder züchtbaren »Flagellaten« gründlich kenne, werde ihre Identität mit den von mir besprochenen Formen ohne weiteres zugeben« — anderseits aber befürchtet er wieder, es könnte ihm als Resultat einer solchen Vergleichung der »Einwand« erwachsen, »daß Stauffachers *Aphthomonas infestans* aber gerade mit jenen Kulturflagellaten nicht identisch sei«. Die Überzeugung, »jeder« werde »ohne weiteres« seinen Folgerungen zustimmen, steht also bei Knuth doch nicht so fest, wie man es nach seiner dreisten Behauptung eigentlich hätte erwarten müssen. In der Tat: Der von Knuth befürchtete »Einwand« liegt wirklich auf der Hand; er ist sogar die einzig richtige Konsequenz, die sich aus der von Knuth eigenhändig durchgeführten — dazu noch unvollständigen — Vergleichung ziehen läßt.

Knuth verwickelt sich also in Widersprüche; denn wenn seine oben zitierte Behauptung wirklich zutrifft, so fällt der »Einwand« ohne weiteres dahin und braucht keineswegs mehr in Diskussion gesetzt zu werden; dadurch aber, daß KNUTH letzteres doch tut, wird seine Behauptung hinfällig.

---

[1] Auch in den Blepharoplasten zeigen sich, wie mir scheint, Unterschiede.

Um nun den genannten »Einwand« zu entkräften, verfährt KNUTH folgendermaßen: Im Jahr 1911 hatte er aus Rindern, die an Maul- und Klauenseuche gelitten hatten und sich im Stadium der Abheilung befanden, »Flagellaten« gezüchtet, die sich in keiner Weise von den aus gesunden Rindern gezüchteten unterschieden. Und diese Beobachtung ist für KNUTH der Beweis dafür, daß die letzteren, also die von ihm und andern aus gesunden Rindern gezüchteten »Flagellaten« mit meiner *Aphthomonas* identisch seien! Das wäre doch erst dann der Fall, wenn KNUTH zuerst den Beweis dafür geleistet hätte, daß die »Flagellaten«, die er aus den in Heilung vom Zungenkrebs befindlichen Tieren gezüchtet, identisch seien mit meinen großen *Aphthomonas*-Formen. Diesen Beweis aber leistet KNUTH nicht; er kann ihn gar nicht leisten, schon die Logik weist einen andern Weg:

Wenn KNUTHS »Flagellaten« aus gesunden Rindern verschieden sind von meiner *Aphthomonas infestans* und KNUTHS »Flagellaten« aus vom Zungenkrebs geheilten Rindern übereinstimmen mit den »Flagellaten« aus gesunden Rindern, so ergibt sich daraus nur ein wirklich logischer Schluß: Dann sind eben auch KNUTHS »Flagellaten« aus vom Zungenkrebs geheilten Rindern verschieden von Aphthomonas. Eine andre Konsequenz ist überhaupt nicht diskutabel. Wiederholen wir das Beispiel in einer einfachen mathematischen Form. Nennen wir meine *Aphthomonas* a, KNUTHS »Flagellaten« aus gesunden Rindern b, und seine aus vom Zungenkrebs geheilten Tieren gezüchteten c; so wäre zu beweisen, daß $a = b$.

KNUTH gibt vorläufig die Berechtigung der Annahme, daß a von b verschieden sei, zu; nun zeigt er, daß $c = b$ und zieht daraus den Schluß, daß wirklich $a = b$, während die allereinfachste Mathemathik schließen würde:

wenn	a verschieden von b
aber	c identisch mit b
so ist auch	c verschieden von a.

Oder glaubt KNUTH etwa annehmen zu dürfen, daß die »Flagellaten«, die Rindern entstammen, welche die Aphthenseuche überstanden haben, ohne weiteres identisch seien mit meiner *Aphthomonas*, die ich aus intakten Blasen schwerkranker Tiere züchtete? Glaubt KNUTH wirklich, daß

$$c \text{ eo ipso } = a?$$

Warum züchtet denn Knuth seine »Flagellaten« nicht ganz einfach aus der Blasenlymphe, bevor er Annahmen macht und Behauptungen aufstellt? Die Antwort die Knuth ganz unbewußt gibt, ist sehr interessant. In seinen Untersuchungen kommt nämlich Knuth selbst zum Schluß, daß seine »Flagellaten« dann fehlen, wenn sich das Rind im Seuchestadium befindet. Nur im durchseuchten oder gesunden Tierkörper treten sie auf.

Um dies zu zeigen, will ich der weiter hinten folgenden Literaturbesprechung die Abhandlung Nr. 19 (S. 620) entnehmen: Knuth, Über das Fehlen von kulturell nachweisbaren Flagellaten im Blute von Rindern, die im akuten Stadium an Maul- und Klauenseuche leiden (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1912. Nr. 4. S. 61)[1]. Ich halte mich, um objektiv bleiben zu können, an das Referat über die Arbeit im Centralblatt f. Bakteriologie. 1. Abt. Referate. Bd. LV. 1912. S. 173, wo es wörtlich heißt:

»Im Jahre 1910 hatte Rauchbaar festgestellt, daß bei 20 an Maul- und Klauenseuche leidenden Rindern mit den gewöhnlichen Kulturmethoden keine Flagellaten nachweisbar waren, während doch ziemlich sicher angenommen werden konnte, daß die gesunden Tiere derselben Gegend in größerem Prozentsatz Flagellaten enthielten.

Verf. prüfte diesen noch nicht ganz sichergestellten Befund an Viehbeständen der Kreise Anklam und Greifswald nach. In einem Bestande von 15 Milchkühen, die frisch mit Maul- und Klauenseuche infiziert waren, konnten in keinem einzigen Fall Flagellaten kulturell nachgewiesen werden. Dagegen wurden diese Organismen in drei andern, seuchefreien, bzw. durchseuchten Beständen mit zusammen 44 Rindern neunmal aufgefunden . . .«

Daraus ergibt sich eine Konsequenz: der wirkliche Erreger der Maul- und Klauenseuche und die »Flagellaten« Knuths schließen sich gegenseitig direkt aus. Im akuten Studium der Krankheit fehlen seine »Flagellaten«. Just in diesem Stadium aber taucht meine *Aphthomonas* auf, im Blute sowohl, wie iu den Blasen, während sie nachher rasch wieder verschwindet. Und trotzdem sind diese Individuen nach Knuthscher Logik identisch.

Von einem Beweis, daß die von Knuth u. a. aus gesunden Rindern gezüchteten »Flagellaten« mit meiner *Aphthomonas infestans* identisch seien, kann also auch nicht im entferntesten die Rede sein; die von KNUTH ursprünglich selbst zugestandenen Differenzen bleiben auch weiterhin bestehen und werden noch um eine, die biologische, vermehrt.

---

[1] Siehe übrigens auch Abhandlung Nr. 7 von Knuth. Diese Arbeit S. 612/13.

KNUTH erwähnt nämlich mit keinem Wort, daß ich die Tausende von großen Formen meiner *Aphthomonas* nicht aus dem Blut, sondern aus den Blasen kranker Tiere gezüchtet habe[1] (s. S. 45/46 meiner ersten Arbeit); er verschweigt das ebenso, wie er die Millionenmengen der kleinen Geschöpfe ignoriert, die ich ebenfalls aus der Blasenlymphe kultiviert. Mit andern Worten: KNUTH übersieht geflissentlich, daß in dem von mir beschriebenen Parasiten kein exquisiter Blutparasit, sondern auch ein Gewebs- bzw. Zellschmarotzer vorliegt. Ich habe zwar schon in meiner ersten Arbeit mit allem Nachdruck darauf hingewiesen, man lese dort nur nach; aber die von Vorurteilen geblendete Kritik hat keine Notiz davon genommen; ich mußte daher in der vorliegenden Arbeit die Meldung wiederholen und ich habe das absichtlich an mehreren Stellen getan; wir werden nun ja sehen, ob es etwas genützt hat. — Allerdings können die aus der Aphthe kultivierbaren Geschöpfe auch aus dem Blute kranker Tiere gezüchtet werden, falls man letzteren die Proben im geeigneten Momente entnimmt. Das gilt in erster Linie vom »filtrierbaren Teil« unsres Parasiten, dessen Individuen in verschiedenen Formen — wie ich schon in der ersten Arbeit nachwies — sowohl in und an den roten Blutkörperchen wie im Serum zuzeiten in großer Menge angetroffen werden können. Diese Beobachtung findet ihre Bestätigung — wie wir auf S. 529 gesehen — durch die Experimente von COSCO und AGUZZI; sie würde aber auch durch die Analogie gerechtfertigt, denn auch die LEISHMANschen Parasiten findet man gelegentlich im peripheren Blute der Kranken[2], trotzdem *Leishmania* ein aus-

---

[1] Nur in ganz seltenen Fällen fand ich bis jetzt die Vorstadien der großen Formen im Blute; sonst sind sie mir vorläufig ebenfalls nur im Blaseninhalt begegnet.

[2] CANNATA, S., Reperto del parassita di Leishman nel sangue periferico. (Pathologica 1913. No. 111. p. 351.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIX. Referate. 1914. S. 178.

»In einem Präparat aus dem peripheren Blut eines leishmaniakranken zweijährigen Kindes fand Verf. einen mononucleären Leucocyt, in dessen Cytoplasma zwei Leishmansche Parasiten sichtbar waren.«

MARSHALL, W. E., Experimental Kala-azar in the grey monkey of the Sudan (Cercopithecus sabaeus). Referat ebenda: p. 292.

»Die gewöhnlichen grauen Affen des Sudans (*Cercopithecus sabaeus*) können ... mit Kala azar infiziert werden. Ebenso gelingt eine Infektion der Affen auf gesprochenerer Gewebsschmarotzer ist, wie der Erreger der Maul- und Klauenseuche.

Aber auch die großen Formen meiner *Aphthomonas* waren in den NICOLLEschen Röhrchen aus dem Blute kranker Tiere im geeigneten Stadium züchtbar, jedoch nur in einer beschränkten Zahl von Exemplaren; im günstigsten Falle sind es bis jetzt etwa ein Dutzend Individuen gewesen, die mir zu Gesicht gekommen sind. — Ist das Erscheinen der großen Form in Kulturen aus Blut eine Erscheinung, die uns unverständlich erscheinen muß? Ich denke nicht. Denn wenn das periphere Blut kranker Rinder unter Umständen wimmelt von dem »filtrierbaren Teil« unsres Parasiten, so ist wahrhaftig nicht einzusehen, weshalb die Vorstufen der großen Formen des Schmarotzers fehlen sollten, dessen »präflagellate« Stadien mir sehr vereinzelt gelegentlich vorher schon in Blutpräparaten aufgefallen waren. Endlich ist auch hier wieder daran zu erinnern, daß auch die großen Flagellaten von *Leishmania donovani* aus kreisendem Blute in Nährlösungen heranwachsen. Ich berufe mich in diesem Punkte besonders auf eine Arbeit von MAYER, M. und WERNER, H., Kultur des Kala-azar-Erregers (*Leishmania donovani*) aus dem peripherischen Blute des Menschen (Deutsche med. Wochenschr. 1914. S. 67), Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LXI. Referate. 1914. S. 434, wo es heißt: »Der Milzpunktionssaft eines aus Indien stammenden Kala-azar-Kranken des Hamburger Inst. f. Schiffs- u. Tropenkr. enthielt im mikroskopischen Bilde *Leishmania donovani*. Die Züchtung gelang auf dem von NICOLLE abgeänderten NOVY-MC NEAL-Nährboden (aq. dest. 900, Agar 14, Kochsalz 6 g; dazu im Reagenzrohr defibriniertes Kaninchenblut im Verhältnis 1 : 2)[1] sofort mit geringen Mengen und die Parasiten konnten leicht fortgezüchtet werden.

Am 29. Oktober wurde auch aus kreisendem Blut ausgesät; am 27. November zeigten die dann noch nicht verschimmelten Röhrchen Wachstum von *Leishmania donovani*. Es waren bei den meisten

---

natürlichem Wege, indem man ungeimpfte Tiere mit kranken in enger Gemeinschaft leben läßt. Die Parasiten finden sich im peripheren Blute der infizierten Affen.«

MARSHALL, W. E., Further experimental investigation into Sudan kala-azar. Referat ebenda: p. 296.

»Die LEISHMAN-DONOVANschen Parasiten wurden gelegentlich zahlreich im peripheren Blut von menschlichen Fällen gefunden.«

[1] Vgl. damit S. 37 meiner ersten Arbeit. Die Nährlösung entspricht derjenigen, die ich selbst zur Züchtung von Aphthomonas benutzte, nur war hier das Verhältnis 1 : 4 anstatt wie oben 1 : 2.

erst ganz spärlich Flagellaten, bei zweien bereits größere Parasitenrosetten vorhanden. Überimpfung. In zwölf gleichzeitig mit der Blutaussaat angefertigten dünnen Ausstrichen sah man keine Parasiten.« —

Ich habe mich bis jetzt mit den in der Kritik KNUTHS aufgestellten Behauptungen bloß prinzipiell befaßt. Das Fazit der Auseinandersetzung liegt aber jetzt schon völlig klar vor uns: Die »Flagellaten« KNUTHS und seiner Mitarbeiter sind morphologisch, chemisch und biologisch von *Aphthomonas* verschieden; Identität zwischen diesen Geschöpfen ist absolut ausgeschlossen. Damit dürfen wir uns indes noch nicht zufrieden geben; denn die morphologischen Differenzen sind tatsächlich viel bedeutender, wie KNUTH glauben machen will: Von einer »allergrößten Ähnlichkeit« zwischen seinen »Flagellaten« und meiner *Aphthomonas* kann im Ernste niemals die Rede sein. Diesem Punkt wollen wir im folgenden speziell unsre Aufmerksamkeit zuwenden.

Da ich die hier zu berücksichtigenden Arbeiten von FRANK, FROSCH, KNUTH, RAUCHBAAR, MORGENSTERN, BEHN, BONGER, MEISSNER, FERBER, HENNINGFELD usw. (publiziert in der Berl. tierärztl. Wochenschr., Zeitschr. f. Infektionskrankh., Centralbl. f. Bakteriol. usw.) selbstverständlich nicht in extenso abdrucken kann, gebe ich die Referate aus dem Centralblatt für Bakteriologie wieder (bei einigen dieser Publikationen müssen wir uns jedoch an das Original halten). Ich bin damit einer eignen gekürzten Inhaltsangabe enthoben. Die Autoren haben, soweit ich gesehen, gegen die Richtigkeit der Berichterstattung im Centralblatt für Bakteriologie nirgends Einsprache erhoben; sie sind also mit dem Inhalt der Referate einverstanden.

Die Untersuchungen von KNUTH usw. wurden provoziert durch die Entdeckung eines Falles von einheimischer Trypanosomiasis bei einem Ochsen in Stein-Wingert durch Prof. Dr. G. FRANK und Geh. Med.-Rat Prof. P. FROSCH. — Ich lasse nunmehr die Aktenstücke folgen.

1. Prof. Dr. G. FRANK Über den Befund von Trypanosomen bei einem in Stein-Wingert (Westerwald, Regierungsbezirk Wiesbaden) verendeten Rindes. In: Zeitschr. f. Infektionskrankh. usw. Bd. V. 1908/09. S. 313.

»Am Nachmittag des 18. Juli vor. Jahres ging der Untersuchungsstelle Material, eingesandt von dem Kreistierarzt Dr. MORGENSTERN in Marienberg, sowohl zur Untersuchung auf Milzbrand- wie auf Rauschbrandbazillen zu. Die beiliegenden Begleitzettel gaben an, daß das Material von einem Ochsen herrühre, der am 17. Juli (1908) vormittags verendet und am Nachmittag desselben Tages obduziert worden sei ...

Auf Grund dieses Befundes, des positiven Nachweises von Trypanosomen und des negativen der Milzbrand- und Rauschbrandbazillen, berichtete ich der vorgesetzten Behörde, daß ich bei einem im Bezirke verendeten Rinde eine Infektion mit Trypanosomen als Todesursache festgestellt habe und daß dieser Fall die erste Beobachtung einer derartigen Krankheit in Europa sei ...«

2. Geh. Med.-Rat Prof. P. Frosch, Ätiologische Ermittelungen über das Trypanosoma Frank. In: Zeitschrift f. Infektionskrankh. usw. Bd. V. 1908/09. S. 316.

»Die voraufgehend geschilderte Entdeckung eines Falles von einheimischer Trypanosomiasis durch G. Frank mußte aus Gründen, die der Entdecker sofort selbst richtig würdigte, aufmerksame Beachtung beanspruchen. Auf Anordnung des Herrn Landwirtschaftsministers ... fand alsbald im Hyg. Institut der Tierärztlichen Hochschule eine Besichtigung der durch G. Frank eingesandten Originalpräparate... statt. Hierbei konnten die Angaben von G. Frank vollauf bestätigt und noch dahin erweitert werden..., daß sich die vorhandenen Trypanosomen durch bestimmte morphologische Eigentümlichkeiten von allen andern bisher beschriebenen pathogenen Trypanosomen deutlich unterscheiden ... Die beigegebenen Photogramme (Nr. 1—7, Taf. X bis XII) lassen neben den allgemeinen Kennzeichen der Trypanosomen folgende Besonderheiten der Rindertrypanosomen erkennen:

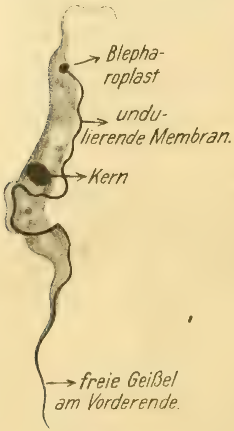


Fig. 28.
Trypanosoma Frank.[1]

1) Das den Blepharoplasten tragende Hinterende ist bei allen Individuen deutlich spitz ausgezogen und mehrfach geißelartig verlängert ... Charakteristischer schon für die Rindertrypanosomen ist

2) eine Besonderheit in der Gestalt und Lage des Blepharoplasten, die besser eine Unterscheidung von dem *Trypanosoma* der Ratte ermöglicht. (Der Blepharoplast der Rindertrypanosomen hat eine kuglige Form und erscheint im Vergleich mit dem Blepharoplasten andrer Trypanosomen peripher gelagert.) Endich muß als besonderes Unterscheidungsmerkmal noch hervorgehoben werden, daß

3) bei den Rindertrypanosomen der Hauptkern etwa in der Mitte des Trypanosomenkörpers oder noch weiter nach dem Hinterende gelagert ist, während er beim Ratten-*Trypanosoma* sich gewöhnlich im ersten Drittel befindet ... Alle diese Eigentümlichkeiten, geißelartiges Hinterende, periphere Lagerung des runden Blepharoplasten und Abstand zwischen Haupt- und Nebenkern dürften ausreichen, um bei späteren ... Blutuntersuchungen andrer Tierspecies diese

---

[1] Diese Textfigur ist eine möglichst getreue Nachbildung der Fig. 6, Taf. XII der Abhandlung von Frosch. Das *Trypanosoma* repräsentiert eine der großen Formen; bei ihnen erkennt man die Geißel am Hinterende des Körpers besonders gut.

Trypanosomen sicher wiederzuerkennen. Die neue Art wird als *Trypanosoma* Frank bezeichnet . . . Die Bedeutung gewisser auffallend großer Formen – ob als Vorstufen der Teilung oder als Ausdruck einer geschlechtlichen Differenzierung — muß einstweilen dahingestellt bleiben.

Mit einer genaueren vergleichenden Untersuchung dieses *Trypanosoma* Frank mit den übrigen bisher bekannten pathogenen Trypanosomen ist der Vorsteher der Tropenhygienischen Abteilung des Instituts, Herr Dr. Knuth betraut. — Man mußte also mit den an Ort und Stelle (vielleicht wohl auch im übrigen Deutschland) einheimischen Trypanosomen rechnen.«

3. Knuth, Rauchbaar und Morgenstern, Nachweis von Trypanosomen beim Rinde im Kreise Oberwesterwald mittels Züchtung in Blutbouillon. Vorläufige Mitteilung. (Berliner tierärztl. Wochenschrift. 1910. Nr. 27. S. 539—540.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abteil. Bd. XLVII. 1900. Referate.. S. 655/56.

»Nach dem Vorgange von Miyajima in Japan, Martini in Manila und Crawley in Nordamerika gelang den Verf. der Nachweis, daß unter 25 anscheinend gesunden Rindern aus verschiedenen Ortschaften des Kreises Oberwesterwald sieben mit Trypanosomen infiziert waren. Die Prüfung erfolgte derart, daß ein kleines Quantum steril aus der Halsvene entnommenen und defibrinierten Blutes zu steriler Rinderbouillon von gewöhnlicher Zusammensetzung gefügt wurde. Die beimpften Röhrchen wurden bei Zimmertemperatur, aber möglichst vor Licht geschützt, aufbewahrt. Bei der nach einigen Tagen vorgenommenen Untersuchung fanden sich in den betreffenden Röhrchen zahlreiche Entwicklungsformen und Agglomerationen von Trypanosomen . . .

4. Knuth, P. und Rauchbaar, G., Weitere Nachforschungen beim Rinde im Kreise Oberwesterwald nebst einem Beitrag zur Kenntnis der in deutschen Stechfliegen (Spezies Tabanus und Haematopota) parasitierenden Flagellaten. (Zeitschr. f. Infektionskrankh. usw. Bd. VIII. 1900. H. 2/3. S. 140—154.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. XLVII. Referate. 1910. S. 656.

»Seitdem im Juli 1908 im Kreise Oberwesterwald bei einem gestorbenen Ochsen Trypanosomen im Blute gefunden wurden, sind vom Hygienischen Institut der Kgl. Tierärztlichen Hochschule zu Berlin weitere diesbezügliche Nachforschungen angestellt worden. Es sind vom September 1908 bis September 1909 Blut- und Organausstriche von 97 Haus- und wildlebenden Tieren des genannten Kreises, die unter den Erscheinungen oder dem Verdacht einer Infektionskrankheit gestorben waren, erlegt oder gefangen wurden, untersucht worden, ohne daß dabei ein weiterer Trypanosomenfund gemacht werden konnte . . .«

5. Knuth und Rauchbaar, Zum Vorkommen von Trypanosomen bei Rindern in Deutschland. Zweite vorläufige Mitteilung. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1910. Nr. 31. S. 609.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. XLVIII. Referate. 1911. S. 603.

»Die Autoren prüften mittels der Blutbouillonmethode die Tiere eines Bestandes von 17 erwachsenen Rindern und zwei Kälbern auf das Vorhandensein von Trypanosomen. Die Tiere waren von verschiedenen Rassen aus allen Teilen Deutschlands.

Es ergab sich dabei das bemerkenswerte Resultat, daß von den 17 erwachsenen Rindern zehn mit Trypanosomen infiziert, die übrigen frei von den Microorganismen waren.

In einer zweiten Versuchsreihe (sieben Versuchsrinder der Tropenabteilung und zwei Rinder des Hygienischen Instituts der Tierärztlichen Hochschule) konnte der Blutparasit sechsmal festgestellt werden. Gleichzeitig haben die Autoren begonnen, auch andre Tierarten auf das Vorhandensein von Trypanosomen zu untersuchen.

Aus den Feststellungen der Verf. geht hervor, daß die zurzeit im Kreise Oberwesterwald aufgefundenen Trypanosomen nicht nur dort heimisch sind, sondern daß ihnen allem Anscheine nach eine sehr große Verbreitung in Deutschland zukommt . . .«

6. Behn, Über Entwicklungsformen des Trypanosoma Franki. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1910. Nr. 42. S. 809.)[1] Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. XLVIII. Referate. 1911. S. 603.

»Beschreibung eines auffällig großen Trypanosoms, das der Autor im Blute der vom Westerwald stammenden Kuh »Nachtigall« feststellen konnte. Der breite plumpe Körper des Protozoon weist eine Länge von 55 μ, eine größte Breite von 12 μ und eine Länge des Protoplasmakörpers von 43 μ auf . . . Über die Zugehörigkeit des fraglichen Trypanosoms zu einer bestimmten Art kann der Autor noch nichts aussagen, da es ihm nicht gelang, andre derartige Mikroorganismen im Blute aufzufinden.«

7. Knuth, Über die in deutschen Rindern gefundenen Trypanosomen. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1910. Nr. 42. S. 810.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. XLVIII. Referate. 1911. S. 604.

»Die vom Autor in Gemeinschaft mit Rauchbaar und Behn vorgenommene weitere Prüfung von einheimischen Rindern auf Trypanosomen ergab, daß von 31 erwachsenen Rindern 67,7%, von 7 Jungrindern 14,6% und von 3 Saugkälbern keines mit dem Blutparasiten infiziert war. Zwei andere Kälber aus den Elbmarschen waren ebenfalls frei von Trypanosomen.

Das Fehlen der Microorganismen bei den Kälbern führt Verf. auf das Nichtvorhandensein der den Parasiten übertragenden Insekten im Stalle zurück. Die Tatsache, daß bei vielen Rindern im September und Oktober keine Protozoen mehr durch die Kultur festgestellt werden konnten, hängt vielleicht damit zusammen, daß um diese Zeit die als Überträger in Betracht kommenden Insekten verschwinden. Anderseits sucht Verf. zurzeit durch Experimente festzustellen, ob das beschriebene Verschwinden der Trypanosomen nicht vielmehr so zu deuten sei, daß die während des Sommers im Blute der Rinder vorhandenen Entwicklungsformen während der kühleren Jahreszeit nicht mehr zu Flagellaten auswachsen.

Die Art des die Trypanosomen übertragenden Insekts konnte noch nicht festgestellt werden. Der Autor hat Verdacht auf eine Hippoboskide, aus deren afrikanischer Verwandtschaft *Hippobosca rufipes* von Theiler als Trypanosomenüberträger angesehen wird. Es wäre zu untersuchen, ob sich das Verbreitungsgebiet dieser Fliege in Deutschland mit dem Vorkommen des Blutschmarotzers deckt . . .

Nach dem Autor gewordenen Mitteilungen aus mehreren Laboratorien Deutschlands, Dänemarks, Schwedens und Englands konnte die von jenem ausgesprochene Vermutung über die große Verbreitung der Trypanosomen be-

---

[1] Mit einer Abbildung.

bestätigt werden. Dagegen gelang es, bei 20 in zwei verschiedenen Ortschaften des Ostens befindlichen, an Maul- und Klauenseuche leidenden Rindern weder färberisch noch kulturell Trypanosomen nachzuweisen.

8. Knuth, Über die Ergebnisse von Behandlungsversuchen bei experimenteller Trypanosomiasis großer Tiere. In: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. XLVIII Referate. 1911.

»Die Nagana oder Tsetsekrankheit der Haustiere ist in unsern tropischen Schutzgebieten eines der wichtigsten Hemmnisse für die Erschließung des Landes. Es wurden Versuche angestellt, Rinder, die in Deutschland künstlich mit Nagana infiziert waren, durch bestimmte chemische Arzneimittel zu heilen ...

Im Anschluß hieran berichtet der Vortragende über die von ihm gemachte, höchst auffällige Beobachtung, daß auch unsre heimischen Rinder, ohne Krankheitszeichen zu bieten, zu einem großen Teile mit Trypanosomen infiziert sind, die durch Züchtung in Blutbouillon nachgewiesen werden konnten. Es zeigte sich nun, daß auch bei den sämtlichen zu den Naganaversuchen benutzten Rindern diese Trypanosomen in reicher Zahl vorhanden waren, und zwar sowohl bei den Versuchstieren, wie bei den mit Arsenophenylglycin behandelten Tieren. Es wurde angenommen, daß die letzteren Rinder von neuem mit dem *Trypanosoma Franki* infiziert sind, nachdem die vorhandenen Schmarotzer durch die Arsenbehandlung abgetötet waren. Es zeigte sich weiter, daß Rinder, die im Sommer Trypanosomen hatten, mit beginnendem Herbst davon frei zu werden scheinen. Vielleicht erschwert das Vorhandensein des *Trypanosoma Franki* die Wirkung der Heilmittel bei der künstlichen Naganainfektion.«

9. Paul Behn, Studierender der Militär-Veterinär-Akademie, Präflagellate Entwicklungsstadien der in deutschen Rindern kulturell nachweisbaren Trypanosomen. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1910. Nr. 46. S. 899.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. L. Referate. 1911. S. 25.

»In den Blutbouillonröhrchen gelang es dem Autor, am zweiten Tage nach der Aussaat mit Geißel versehene Trypanosomen nachzuweisen. Es lag daher nahe, nach der direkten Vorstufe dieser Mikroorganismen zu forschen. Als solche bezeichnet Verf. runde, nach Giemsa färbbare Gebilde, die sich durch intensive Blaufärbung des oft alveolär gebauten Protoplasmas und einen oder mehrere, nicht immer gleich große, runde Kerne von rosaroter bis roter Farbe kennzeichnen. Diese Formen liegen teils frei, teils sind sie in Leucocyten eingeschlossen, die durch das Wachstum jener anscheinend gesprengt werden. Ob die besprochenen Gebilde in die weißen Blutkörperchen durch Phagocytose hineingelangten, oder ob sie in den Leucocyten ein Entwicklungsstadium durchmachen, darüber müssen erst weitere Untersuchungen Klarheit verschaffen.«

10. Paul Behn, Studierender der Militär-Veterinär-Akademie, Infektion eines Kalbes mit Trypanosomen vom Typus des Trypanosoma theileri mittels Blut von Kühen, in denen nur kulturell Flagellaten nachweisbar waren. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1910. Nr. 50. S. 998.) Mit 4 Mikrophotogrammen. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. L. Referate. 1911. S. 26.

»In einer kurzen Abhandlung (s. Nr. 42 der Berl. tierärztl. Wochenschrift)[1] habe ich bereits ein *Trypanosoma* beschrieben, das ich in einem Ausstrich von

---

[1] Das ist unsere Nr. 6 (Über Entwicklungsformen des *Trypanosoma Franki*) auf S. 612 dieser Abhandlung. Stauffacher.

Ohrvenenblut der Kuh »Nachtigall« (Kuh 10) des Hygienischen Instituts gefunden hatte. Da sich in derselben zur Zeit der Anfertigung des Präparates auch durch Anlegen von Blutbouillonkulturen Trypanosomen nachweisen ließen, mußte trotz der starken Abweichung des gefundenen Bluttrypanosomas von den kulturell gewonnenen Flagellaten (s. Fig. 4)[1] — besonders was äußere Gestalt und Lagerung der Kerne anbetrifft — ein Zusammenhang zwischen beiden Formen angenommen werden. Meine weiteren Versuche liefen deshalb darauf hinaus, hierfür den positiven Beweis zu erbringen. Sie führten zu dem Resultat, daß es sich wirklich nur um Entwicklungsformen eines und desselben *Trypanosomas* handelt, das im nachstehenden näher beschrieben werden soll . . .«

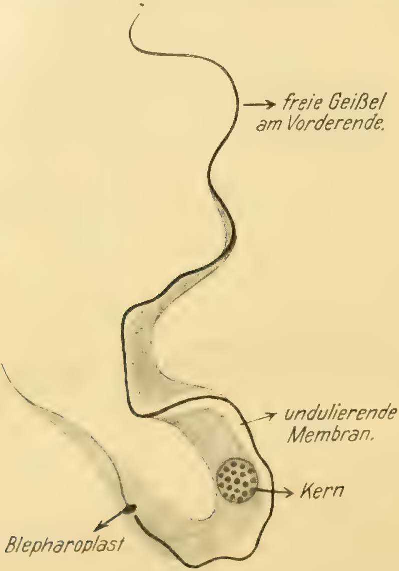


Fig. 29.
Trypanosoma THEILERI.[2] 3000/1.

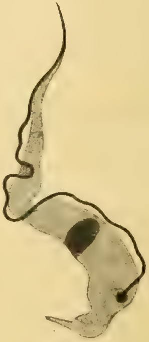


Fig. 30.

---

[1] BEHNS Abbildung 1 ist ein schlankes *Trypanosoma*,
» 2 » » großes, breites Bluttrypanosoma (s. Textfig. 30),
» 3 » » FRANKsches *Trypanosoma*,
» 4 » eine typische Kulturform (der kulturell gewonnenen Flagellaten). Zehntägige Kultur.

[2] Die Abbildung ist dem Lehrbuch der Protozoenkunde von DOFLEIN entnommen.

»Verf. nimmt folgendes als bewiesen an:

1) Es gelang, bei einem Kalbe durch intravenöse Injektion von Blut aus vier gesunden Rindern, bei denen kulturell Trypanosomen nachweisbar waren, typische Trypanosomen von zweierlei Formen in der Blutbahn zu erzeugen, von denen zuerst hauptsächlich kleine, schlanke, sodann aber auch sehr große, breite Formen beobachtet wurden (s. Textfig. 30).

2) Während bei dem betreffenden Kalbe vor der Injektion des Blutes kulturell keine Trypanosomen nachweisbar waren, traten während der Anwesenheit der Trypanosomen in der Blutbahn in angelegten Blutbouillonkulturen Kulturtrypanosomen auf.

3) Beide Beobachtungen sprechen dafür, daß die durch Züchtung in Blutbouillon nachweisbaren Trypanosomen mit Bluttrypanosomen der oben beschriebenen beiden Formen in Zusammenhang stehen.«

Behn erwähnt hier — zunächst nur beiläufig — neben den Kultur-Trypanosomen auch kulturell gewonnene »Flagellaten«. Er zeichnet in Fig. 4 seiner Abhandlung, wie er selbst in der Tafelerklärung betont, eine »typische Kulturform« dieser »Flagellaten« ab; ich gebe in nebenstehender Textfigur möglichst genau die Behnsche Fig. 4 etwa zweimal vergrößert wieder.

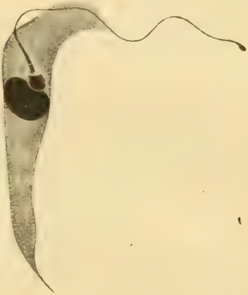


Fig. 31.

11. Knuth und Behn, Bedeutung der in deutschen Rindern vorkommenden Trypanosomen für die Impfungen gegen Hämoglobinurie. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1911. Nr. 6. S. 97.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. 52. 1912. Referate. S. 155.

»Die Autoren machen darauf aufmerksam, daß nach ihren Erfahrungen die Möglichkeit einer Übertragung von Trypanosomen gelegentlich der Impfungen gegen Hämoglobinurie sehr naheliegt. Die Verf. fordern zur Prüfung dieser Frage in der Praxis auf und halten es nicht für unwahrscheinlich, daß an den einzelnen von Impfstoffen hervorgerufenen schweren Erkrankungen und Todesfällen die mitübertragenen Trypanosomen beteiligt sind.«

12. Knuth, Zur Impfkampagne gegen die Hämoglobinurie der Rinder. (Berl. tierärztl. Wochenschrift 1911. Nr. 17. S. 306.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. Referate. 1912. S. 155.

»Nach Mitteilung des Autors treten bei Rindern, die gegen Hämoglobinurie mit Rinderblut geimpft werden, das latent und nur kulturell nachweisbare Trypanosomen enthält, letztere Mikroorganismen etwa vom 8.—23. Tage nach der Infektion auf. Eine künstliche Infektion von Kälbern mit den in Blutbouillon gewachsenen Trypanosomenkulturen gelang bis jetzt nicht, dagegen mit dem Ausgangsblute, aus dem die Parasiten gezüchtet wurden.«

13. Behn, Wachstum von Bluttrypanosomen aus deutschen Rindern auf Blutagar. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1911. Nr. 17. S. 307.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abteil. Bd. LII. Referate. 1912. S. 109.

»Dem Verf. gelang es, in Rinderblutagarröhrchen, die mit je 3 Tröpfchen trypanosomenhaltigen Blutes aus Kalb 17 beschickt waren, Trypanosomen teils frei beweglich, teils in Rosettenform nachzuweisen . . .«

14. Knuth und Meissner, Über die sogenannte Malaria, Milzruptur und Verblutung in die Bauchhöhle bei Rindern in der Provinz Schleswig-Holstein. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1911. No. 25. p. 445.)

15. Knuth und Meissner, Zu den Blutbefunden bei der Milzruptur der Rinder. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1911. Nr. 31. S. 549.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. Referate. 1912. S. 128.

»Ergänzender . . . Untersuchungsbericht zu der Veröffentlichung in Nr. 25 der Berl. tierärztl. Wochenschr.« (s. vorige Nr. 14 dieser Abhandlung).

16. Behn, Trypansosomen beim Schafe. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1911. Nr. 42. S. 768.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. Referate. S. 110. 1912.

»Dem Verf. gelang es bei einem von fünf untersuchten Schafen des Hygienischen Institutes der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin **Trypanosomen** nachzuweisen. Die Microorganismen waren sehr spärlich, nur in nach Giemsa gefärbten »dicken Tropfen« konnten dieselben etwa in jedem fünften Präparat aufgefunden werden Soweit ersehen werden konnte, handelt es sich um ein *Trypanosoma* von 25—40 μ Länge und 2—3 μ Breite. Hauptkern etwa in der Mitte des Plasmakörpers. Der Blepharoplast ist ziemlich groß und liegt dem Hauptkern bedeutend näher als dem in eine Spitze auslaufenden Hinterende . . .«

17. Paul Behn, Studierender der Militär-Veterinär-Akademie, Gehen die bei Rindern kulturell nachweisbaren Flagellaten aus Trypanosomen hervor? Hierzu Taf. VII und VIII. In: Zeitschrift f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. LXX. Nr. 3. 1912. S. 371. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Referate. 1912. S. 165.

»Die Tatsache, daß auch in Europa bei Rindern Trypanosomen spontan vorkommen, ist noch nicht lange bekannt. Der erste Fall dieser Art wurde als gelegentlicher Befund von Weber (Beihefte zum Archiv f. Schiffs- u. Tropenhygiene. Bd. XIII. S. 143) beschrieben . . .

Ein weiterer . . . Trypanosomenbefund wurde dann im Juli 1908 von Frank erhoben[1]. Auch noch an zwei andern Orten wurden später Rindertrypanosomen gefunden . . . Hiervon wurde der eine Fall in England (durch Stockman in London), der andre in Deutschland (Schmitt in Stettin) beobachtet.

Nach dem mit tödlichem Ausgange verlaufenen Fall von Trypanosomiasis, den Frank 1908 beobachtet hatte, wurden von Knuth und Rauchbaar im Kreise Oberwesterwald . . . Blutuntersuchungen auf Rindertrypanosomen vorgenommen ... Die Blutuntersuchungen blieben jedoch . . . ohne den gewünschten Erfolg.

Im Sommer 1910 brachten dann Knuth und Rauchbaar zum erstenmal in Europa eine Kulturmethode zur Anwendung, durch welche Miyajima, Martini und Crawley Flagellaten hatten nachweisen können.

Im Jahre 1907 hatte Miyajima bei dem Versuch, das Piroplasma parvum in Blutbouillon zu züchten, in mehrtägigen Kulturen viele Flagellaten gefunden, die sich lebhaft bewegten. Er war der Meinung, daß diese Flagellaten aus den Piroplasmen hervorgegangen seien. Die Untersuchungen von Martini und

---

[1] Siehe Nr. 1 auf S. 609 dieser Abhandlung.

Crawley, der die in Blutbouillonkulturen bei Rindern auftretenden Flagellaten mit dem Namen *Trypanosoma americanum* belegte, zeigte jedoch, daß das Auftreten von Kulturflagellaten — diese Bezeichnung soll im folgenden für die in den Kulturen nachweisbaren Flagellaten gewählt werden — nicht an das Vorhandensein von Piroplasmen gebunden ist, sondern daß es sich wahrscheinlich um einen bisher unbekannten Infektionserreger handelt... Der Gedanke lag nahe, daß ein *Trypanosoma* in Betracht käme, welches ähnlich, wie das *Trypanosoma lewisi* imstande sei, sich in Kulturen stark zu vermehren und nur wegen seiner Seltenheit bislang in Blutpräparaten nicht gefunden worden war.

Diesem Gedanken folgend, legten Knuth, Rauchbaar und Morgenstern im Juni 1910 Blutbouillonkulturen von 25 Rindern aus dem Kreise Oberwesterwald[1] an.

Die Frage, ob als Ursache der Kulturflagellaten ein *Trypanosoma*, vielleicht das *Trypanosoma Franki*, in Betracht käme, trat jetzt in den Vordergrund . . . ich habe versucht, zur Lösung dieser Frage einen Beitrag zu liefern . . .

Morphologisches über die Kulturflagellaten.

. . . In einer vorläufigen Mitteilung über »Präflagellate Entwicklungsstadien der in deutschen Rindern kulturell nachweisbaren Trypanosomen«[2] habe ich bereits darauf hingewiesen, daß mir bei ein- bis zweitägigen Kulturen Formen aufgefallen waren, die ein endoleucocytäres Stadium darzustellen schienen . . . Solche in weißen Blutkörperchen enthaltenen Formen habe ich dann in ziemlich großer Menge gefunden, als ich Ausstriche untersuchte, die aus einer fünftägigen Kultur stammten, bei der mir die ungewöhnliche Menge der schon am fünften Tage vorhandenen Kulturformen aufgefallen war . . . Die endoleucocytären Formen befanden sich alle in polymorphkernigen neutrophilen Leucocyten . . .

Die Frage, ob die späteren Flagellaten alle zuvor ein endoleucocytäres Stadium durchmachen müssen, habe ich nicht entscheiden können. Auffällig ist, daß endoleucocytäre Formen im allgemeinen sehr selten gefunden werden und nur einmal, und zwar am fünften Kulturtage, in größerer Anzahl beobachtet werden konnten.

Im Laufe des dritten Tages, frühestens und selten schon während des zweiten Tages, wurden die ersten freien und geißellosen Formen beobachtet. Diese haben meist birnenförmige Gestalt, ihr Kern nimmt ziemlich starke Chromatinfärbung an und ihr Protoplasma ist (in Giemsalösung) tiefblau gefärbt; die Größe dieser Formen entspricht der der roten Blutkörperchen. Die ersten geißeltragenden Formen finden sich meistens am dritten Tage, im höchsten Falle nach meiner Beobachtung nach 42 Stunden. Die ersten Flagellatenformen sind immer sehr schmal und haben typische Crithidienform. Von dem meist in der vordern Hälfte des Plasmaleibes, und zwar dicht vor dem Hauptkern liegenden Blepharoplasten entspringt eine kurze undulierende Membran, die in eine am Ende meist mit einem Knöpfchen versehene Geißel ausläuft. Die zunächst auftretenden schmalen Formen scheinen aus den geißellosen, abgerundeten dadurch zu entstehen, daß sich in der Mitte des Plasmakörpers eine Vacuole bildet, wodurch der Kern an die Wand gedrückt wird. Vom Blepharoplasten aus, der dem Hauptkern immer sehr nahe liegt, entwickelt sich dann der Randfaden, der sich zunächst nur schwach rot färbt. Schließlich wird die Geißel frei ...

---

[1] Siehe Nr. 3 auf S. 611 dieser Abhandlung.

[2] Siehe Nr. 9 auf S. 613 dieser Abhandlung.

Die birnenförmigen kleinen Formen können auch eine Geißel bilden, ohne die Gestalt zu verändern (s. Textfig. 32). Das Hinterende bleibt bei diesen Formen abgerundet, eine undulierende Membran fehlt, im Gegensatz zu den oben beschriebenen, schmalen Formen mit spitzem Hinterende und kurzer undulierender Membran.

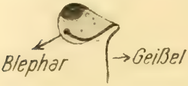


Fig. 32.[1]

Während die langen schmalen Formen sich durch Längsteilung vermehren, teilen sich die birnenförmigen Flagellaten meist in vier Teile, die kleeblattartig zusammenhängen. Die hierdurch entstandenen neuen Individuen treten dann in eine Vielteilung ein. Hierbei entstehen in einem Plasmakörper zunächst zwei Blepharoplasten und zwei Hauptkerne, dann bei gleichzeitiger Ausdehnung des Plasmakörpers schließlich Hunderte von Hauptkernen und Blepharoplasten, die dicht nebeneinander liegen. In diesem Stadium sieht man im gefärbten Präparat meist nur einen bläulichvioletten Fleck, in dem sehr viele kleine Punkte erkennbar sind. Diese Punkte sind die Blepharoplasten, die den Kernfarbstoff an sich gerissen haben. Hierauf wachsen die Geißeln aus den Blepharoplasten hervor (Fig. 10, Taf. VII).

Erst jetzt kommt es zu einer allmählichen Scheidung in Einzelformen, was sich zunächst durch strichförmige helle Streifen im Protoplasma anzeigt. Die einzelnen Flagellaten haben jetzt meist eine wurstförmige, etwas gekrümmte Gestalt mit abgerundetem Hinterende (Fig. 11, Taf. VII; Textfig. 33).

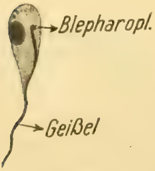


Fig. 33.[2]

Durch allmähliche Streckung kommt das spitze Hinterende zustande. Die Flagellaten liegen vor der Trennung meistens zu Knäueln zusammen, oft zeigen sie auch eine Gruppierung, indem z. B. die Kerne alle nebeneinander liegen und das Hinterende der Flagellaten noch verwachsen ist, wodurch eine Rosettenform zustande kommt. Die Bewegung der Geißeln ist in diesem Stadium eine sehr lebhafte. Die vollkommene Trennung ist am 10. Tage meistens beendet. Bemerkenswert ist noch, daß in der Mitte großer Haufen von Kulturflagellaten fast immer einige runde Formen zu finden sind, die viel Protoplasma haben und sich durch viel hellere Färbung derselben auszeichnen. Auch sie besitzen Geißeln, die aber, ohne daß eine undulierende Membran vorhanden wäre, frei nach außen ragen. Zur Zeit der Trennung voneinander zeigen die Kulturflagellaten im allgemeinen einen typischen Bau, sowohl was Größe als auch Gestalt anbelangt. Die beiden Kerne liegen dicht nebeneinander, und zwar der Blepharoplast vor dem Hauptkern, beide in der vordern Hläfte des Plasmaleibes. Der Hauptkern ist fast immer rund

---

[1] Fig. 7, Taf. VII. Im Original ist die Geißel natürlich rot gefärbt.

[2] Ein Exemplar aus Fig. 11, Taf. VII in Behns Abhandlung.

und färbt sich gleichmäßig rot, der Blepharoplast ziemlich groß und oft rechteckig geformt[1]; er färbt sich sehr stark und ist quer gestellt, vor ihm häufig eine Vacuole gelegen. Die vom Blepharoplasten ausgehende kurze **undulierende Membran** läuft in eine Geißel aus, die an der Spitze gewöhnlich geknöpft[2] ist. Die Länge dieser Formen beträgt ungefähr 30—45 μ, die Breite $1\,^1/_2$–$3\ \mu$, die Länge der Geißel $^1/_3$–$^1/_4$ der Gesamtlänge . . . (s. untenstehende Textfig. 34).

Der einheitliche Typus der Flagellaten verliert sich dann schon innerhalb der nächsten Tage. Neben langen, dünnen Flagellaten mit viel Kernsubstanz treten breite Formen mit hellem Protoplasma und verhältnismäßig kurzer Geißel auf. Häufig werden dann ferner Formen beobachtet, bei denen beide Kerne in der vorderen Spitze des Plasmaleibes liegen, wodurch eine beulenförmige Anschwellung dieser Stelle bedingt wird. Gerade diese Formen haben oft mehrere Kerne und dementsprechend auch Geißeln, so daß man Formen beobachten kann, bei denen aus der meist vollkommen mit Kernen angefüllten Verdickung drei oder vier Geißeln hervorragen, die sich sehr lebhaft bewegen und ziemlich lang zu sein pflegen. Auch runde Formen treten auf, die meistens eine sehr lange, freie Geißel besitzen. In sehr alten Kulturen findet man auch ganz kleine Formen, die sich äußerst lebhaft bewegen (Fig. 18 und 19, Taf. VII; Textfig. 35), daneben Formen, die ziemlich schmal sind und Trypanosomen gleichen, bei denen es also zu einer Umlagerung der beiden Kerne gekommen ist, so daß der Hauptkern vor dem Blepharoplasten liegt (Textfig. 36).

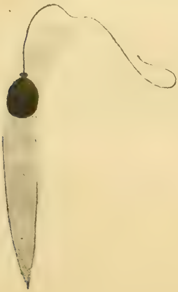


Fig. 34.[3]

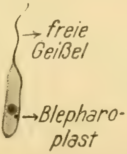


Fig. 35.[4]

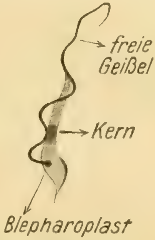


Fig. 36.[5]

---

[1] Siehe Textfig. 34 dieser Abhandlung.

[2] Vgl. hierzu die Tafel in der Arbeit von Dr. F. Rosenbusch, »Über eine neue Encystierung bei Crithidia muscae domesticae.« In: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Originale. 1910. Heft 4.

[3] Es ist die Fig. 14, Taf. VII in Behns Abhandlung.

[4] Es ist Fig. 18, Taf. VII in Behns Abhandlung. Geißel in der ganzen Ausdehnung rot. Blepharoplast deutlich stäbchenförmig und quer gestellt.

[5] Es ist Fig. 23, Taf. VII in Behns Abhandlung. Geißel samt Randfaden im Original rot gefärbt.

Ausnahmsweise kann man übrigens auch in jungen Kulturen einmal Flagellaten von Trypanosomenform finden, bei denen der Blepharoplast dann fast immer dicht hinter dem Hauptkern liegt ...

Während für die zu morphologischen oder vergleichenden Zwecken angestellten Versuche zur Anfertigung der Blutbouillonkulturen nur Rindfleischbouillon verwendet wurde, wurde anderseits versucht, diese Bouillon durch solche zu ersetzen, die aus Schaf- oder Hirschfleisch, ferner durch solche, die aus Liebigs Fleischextrakt hergestellt worden war ... Auch in 10%iger Peptonlösung konnte das Auftreten von Kulturflagellaten beobachtet werden ... Dagegen entstanden die Kulturflagellaten nie in defibriniertem, längere Zeit aufbewahrtem Blute und in Röhrchen, bei denen die Bouillon durch destilliertes Wasser oder durch physiologische Kochsalzlösung ersetzt worden war.

Für die Zusammengehörigkeit von Trypanosomen und Kulturflagellaten sind (bis jetzt, St.) keine einwandfreien Beweise zu erbringen ...«

»Dagegen gelang es bei Versuchen dieser Art, ein Rindertrypanosoma zu entdecken, das sich durch seine Größe und Breite auszeichnet und bei dem man drei verschiedene Formen, nämlich große schlanke, große breite und kleine schlanke Formen unterscheiden konnte ... Dieses *Trypanosoma* bildet in defibriniertem, einige Zeit aufbewahrtem Blute und vor allem in Blutbouillon crithidienähnliche Kulturformen, die sich aber von den eigentümlichen Kulturflagellaten wesentlich unterscheiden. Das neu entdeckte *Trypanosoma* läßt sich auf Kälber leicht übertragen ...«

Ich mußte über diese Untersuchungen Behns ausführlicher referieren, wie über die vorhergehenden Arbeiten, weil der Ausdruck »Kulturflagellaten«, den der Autor hier und in einer früheren Abhandlung (s. Nr. 10 auf S. 613) einführt, sehr ungenau ist und beim Leser ganz falsche Vorstellungen erwecken muß. Wir kommen übrigens auf den Fall zurück.

18. Knuth, Kommen auch in Deutschland beim Rinde verschiedene Arten von Piroplasmen oder ähnliche Blutparasiten vor? (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1912. Nr. 17. S. 295). Mit drei Abbildungen. Referat in: Centralbl. f. Bakteriol 1. Abt Bd. LIV. Referate. 1912. S. 491.

»Der Autor glaubt diese Frage bejahen zu dürfen ... Der große Typus ähnelt dem Piroplasma bigeminum ...«

19. Knuth, Über das Fehlen von kulturell nachweisbaren Flagellaten im Blute von Rindern, die im akuten Stadium an Maul- und Klauenseuche leiden. (Erwähnt auf S. 606 dieser Abhandlung.)

20. Frank, Über Trypanosomen. (Zeitschr. f. ärztl. Fortbildung. 1912. Nr. 18. S. 554.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LVI. Referate. 1913. S. 7.

»Zusammenfassende Übersicht. Verf. hebt den Wert der Blutkultur auf künstlichen Nährböden besonders hervor. Ferner verdient ein vom Verf. untersuchter Fall Erwähnung. Unterhautzellgewebe eines verendeten Rindes war zur Untersuchung auf Milzbrand- und Rauschbrandbazillen eingesandt worden. Das Tier war aber nicht diesen Bakterienarten, sondern zahllosen **Trypanosomen** erlegen. Spätere in der Tierärztlichen Hochschule in Berlin anderweitig ausgeführte Untersuchungen zeigten auch das Vorkommen von Trypanosomen als harmlose Schmarotzer im Blute einer Anzahl von Rindern.«

21. Knuth und Bonger, Nachweis von Trypanosomen bei einem Schlachtochsen mit Milzschwellung. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1912. Nr. 44. S. 804.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. LVI. Referate. 1913. S. 497.

»Zu Beginn dieses Jahres wurden am Schlachthofe in Potsdam 4 Fälle von Milzschwellung bei 3 Ochsen und 1 Kalbe festgestellt. Die damals ausgesprochene Vermutung, daß es sich dabei um Infektion mit Trypanosomen handle, konnte nicht bestätigt werden, auch nicht bei der Untersuchung in verschiedenen Instituten.

Ein 5. derartiger Fall (Ochse) wurde im Hygienischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu Berlin näher untersucht, wobei sich ergab, daß in den Milz-, Leber- und Nierenausstrichen **Trypanosomen** vorhanden waren, die in ihrem morphologischen und tinktionellen Verhalten mit den zuerst von P. Behn beschriebenen übereinstimmten. Die Potsdamer Trypanosomen waren durchschnittlich 50—70 μ lang und 4—6 μ breit. In Giemsapräparaten war eine auffallend große Zahl leuchtendroter Granula nachweisbar . . .«

22. Behn, Weitere Trypanosomenbefunde beim Schafe. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1912. Nr. 50. S. 934.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. LVI. Referate. 1913. S. 498.

»Im Anschluß an eine frühere Mitteilung (s. Nr. 16 auf S. 616 dieser Abhandlung) teilt der Autor mit, daß er neuerdings bei drei Schafen die Blutparasiten, allerdings in sehr geringer Zahl, gefunden habe. Zwei der Tiere stammten aus derselben Herde, in der früher das als Trypanosomenträger erkannte Schaf gegangen war, das dritte war von einem der beiden Tiere geboren. Die Microorganismen fielen durch den großen Blepharoplasten auf und waren in Blutbouillon nicht kultivierbar.«

23. Bonger, C., Über die Morphologie und das Verhalten der von P. Behn in deutschen Rindern nachgewiesenen Trypanosomen bei künstlicher Infektion. (Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. LXXV. 1913. S. 101.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. LIX. Referate. 1914. S. 554.)

»Nach eingehender Schilderung der Befunde von zwei Trypanosomenformen durch Theiler 1903 im Blute südafrikanischer Rinder, des *Tryp. himalajanum* und des *Tryp. indicum* 1903 und 1904 durch Lingard, von Trypanosomen bei Rindern in Uruguay 1906 durch Peter und in Singapore 1907 durch Scott Falshaw, in Indochina 1908 durch Schein, in Litauen 1909 durch Wrublewski, in Deutsch-Ostafrika 1910 durch Schönebeck u. a. m. geht Verf. auf die Fälle von Trypanosomiasis beim Rinde in Europa (Weber, Frank, Stockmann, Schmitt, Knuth und Behn) ein. Behn gelang es nicht, bei Impflingen Kulturflagellaten von der Art, wie sie die Ausgangsrinder beherbergten, welche große Ähnlichkeit mit dem *Trypanosoma theileri* zeigten, nachzuweisen. P. Behn schloß daraus, daß die Kulturflagellaten mit den Trypanosomen des Ausgangstieres in Zusammenhang ständen. Ausführung der Passageimpfungen und Studium der **Trypanosomen** in den inneren Organen der Versuchskälber wurden Verf. übertagen.

Verf. unterscheidet drei Hauptformen der Trypanosomen:

1) große schlanke,
2) große breite,
3) kleine schlanke.

Ihre Länge betrug 20—70 μ, ihre Breite 2—6 μ. Infizieren ließen sich nur Rinder, nicht aber Schafe, Ziegen, Kaninchen, Meerschweinchen und Mäuse. Es waren aber auch nicht alle Rinder empfänglich. Dauer der Inkubation durchschnittlich 7 Tage, Höchsttemperatur durchschnittlich 40,3° C. Außer dem vorübergehenden Fieber zeigten die Kälber keine Krankheitserscheinungen; ihr Allgemeinbefinden war nicht gestört.

Ein Vergleich der Versuche von Theiler und der Ergebnisse von P. Behn und Verf. ergibt so zahlreiche Übereinstimmungen, daß Verf. annimmt, daß das *Trypanosoma theileri* (Bruce und Lav.) mit dem von P. Behn bei deutschen Rindern gefundenen mindestens nahe verwandt, vielleicht identisch ist.«

24. Ferber, F., Beiträge zur Biologie der nur auf kulturellem Wege nachweisbaren Flagellaten des Rinderblutes. (Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. LXXVI. 1913. S. 193.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Bd. LXI. Referate. 1914. S. 234.

»Die nur auf kulturellem Wege nachweisbaren Flagellaten des Rinderblutes entdeckte Miyajima in Japan beim Versuche, *Piroplasma parvum* in Blutbouillon zu züchten. Er infizierte zwei von drei Kälbern mit diesen Flagellaten. Martini auf den Philippinen und Crawley in Nordamerika fanden dieselben Flagellaten auch bei mit Piroplasmen nicht infizierten Rindern. Crawley nannte den von ihm gefundenen Blutparasiten **Trypanosoma americanum.** In der Folge beschäftigten sich mit den Flagellaten eine Reihe Forscher, nicht in allen Punkten übereinstimmend und nicht erschöpfend. Die Versuche des Verf. liefen parallel denen von P. Behn, dessen Technik bei der Blutentnahme, Anlage der Bouillonröhrchen und Herstellung der mikroskopischen Präparate er annahm. Verf. Resultate sind folgende:

1) Die Vermehrung der nur auf kulturellem Wege im Rinderblut nachweisbaren Flagellaten wird bei + 37° C verringert bzw. ganz unterdrückt; bei + 55° sterben dieselben allmählich ab, und zwar nicht infolge Hämolyse, wie Crawley angenommen hat, sondern infolge der hohen Temperatur. Kältegrade von — 50° und mehr schädigen bei 24stündiger Einwirkung das Leben der Kulturflagellaten nicht.

2) Die Kulturflagellaten wachsen in Bouillon verschiedener Tierarten (Rind, Pferd, Hammel, Hirsch) und auch in Bouillon aus Fleischextrakt ohne bemerkenswerten Unterschied. Sie gedeihen nicht in defibriniertem Blut ohne Zusatz und in physiologischer Kochsalzlösung. Von festen Nährböden gelang die Kultur auf gewöhnlichem schwach alkalischem Agar wie auf Blutagar . . .

4) Die Kulturflagellaten vermögen in keinem Entwicklungszustand die Poren des Berkefeld-Filters zu durchdringen.

Auch durch Impfung mit Filtrat von trypanosomenhaltigem Blute und mit Filtrat von Blut, das kurze Zeit vorher Trypanosomen in der Blutbahn enthielt, kann die Krankheit nicht hervorgerufen werden, obwohl dies bei direkter Blutimpfung der Fall ist.

5) Durch subkutane, intravenöse und intraperitoneale Impfung mit Kulturflagellaten läßt sich keine Infektion erzeugen dergestalt, daß in Nährbouillonkulturen wieder Flagellaten auftreten.

25. Henningfeld, F., Über die Isolierung einzelner Trypanosomen. (Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt. Originale. Bd. LXXIII. 1914. S. 228.)

1) Technik und Untersuchungsmethoden.
2) Capillaren (Isolierung einzelner Trypanosomen mit Hilfe von Capillaren).
3) Isolierung von pathogenen Trypanosomen. Benutzt wurden hier das *Tryp. brucei* (Stamm Ferox) und das *Tryp. equiperdum* (Beschälseuche Ostpreußen 1908).
4) Infektionsversuche mit nur einem *Trypanosoma*.
5) Isolierung von wenig oder gar nicht pathogenen Trypanosomen.

»Bei den Versuchen zur Isolierung von wenig oder gar nicht pathogenen Trypanosomen bediente ich mich sowohl des *Trypanosoma theileri*, als auch der nur auf kulturellem Wege nachweisbaren Flagellaten aus deutschen Rindern, **die P. Behn kurzweg Kulturflagellaten** genannt hat...« (S. 235/36).

S. 237: »... Somit hatten die widerstandsfähigeren Kulturflagellaten mindestens 4 Tage in der Capillare zu leben vermocht. Diesen Versuch habe ich noch einige Male mit nur einem Flagellaten in der Capillare wiederholt; dabei bewegten sich die Geißeln noch am 2. Tage, am 3. Tage waren sie meist unbeweglich ...«

Zusammenfassung (S. 239).

1) Die Isolierung von Trypanosomen ... läßt sich sowohl durch die Tröpfchenmethode nach Lindner, als auch mittels Capillaren erzielen.

2) Die künstliche Infektion von Mäusen gelingt mit einem einzigen Exemplar sowohl des *Trypanosoma brucei* als auch des *Trypanosoma equiperdum*.

3) Als Verdünnungsflüssigkeit zum Zwecke der Isolierung eignet sich am besten Serum.

4) Die Isolierung der pathogenen Trypanosomen (*Tryp. brucei* und *Tryp. equiperdum* gelingt leichter, als die des *Trypanosoma theileri* und der sogenannten Kulturflagellaten aus dem Rinderblute, da letztere beide verhältnismäßig nur spärlich auftreten ...«

26. Hagemeister, Wolfgang, Über die Züchtung pathogener Trypanosomen auf künstlichen Nährböden. (Zeitschr f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. LXXVII. 1914. S. 227.) Referat in: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Referate. Bd. LXII. 1914. S. 7.

»Die Schwierigkeiten, pathogene Trypanosomen unter Erhaltung der Virulenz auf den bekannten Nährböden zu züchten einerseits, und die in neuerer Zeit gewonnene Erfahrung, daß andere pathogene Protozoen, wie Malariaparasiten und Piroplasmen in vitro vorzüglich auf Dextrosenährböden gedeihen, anderseits veranlaßten Verf. die von Charles Fleig, C. Biot, R. Biot, G. Richard und Miss A. Porter für Trypanosomen als günstig festgestellten Dextrinenährböden für die Fortpflanzung pathogener Trypanosomen zu verwerten. Die Versuche des Verfassers ergaben:

Rindertrypanosomen vom Typus des *Tr. theileri* kommen auf Rinderblutserum bei 37° C nur in erster Generation zur Vermehrung. Dagegen gelingen Subkulturen dieser Trypanosomenart auf mit Ziegenblut hergestelltem Novy-Agar.

Dextrose hat einen begünstigenden Einfluß auf die Lebensfähigkeit und die Vermehrung pathogener Trypanosomen in vitro.

Bei Dextrosezusatz ersetzen andre Blutarten (Ziegen-, Pferde-, Esel-, Kälberblut) das kostspielige Kaninchenblut nicht nur, sondern übertreffen diese Blutart noch. Bei Kaninchenblutnährböden bleibt Dextrose ohne begünstigenden Einfluß.

Auf Dextrosenährböden erhalten sich pathogene Trypanosomen infektiös, jedoch vermindert sich ihre Virulenz.

Eine mehrfache Passage durch Kulturen macht pathogene Trypanosomen nicht geeigneter für die Züchtung in vitro, vermindert vielmehr ihre Lebensfähigkeit und setzt ihre Virulenz schnell herab.

Tr. brucei erhält in den Kulturen seine Virulenz besser und regelmäßiger als *Tr. equiperdum.*«

Das sind nun die Arbeiten von »KNUTH, RAUCHBAAR und MORGENSTERN, BEHN, BONGER, FERBER, HAGEMEISTER und HENNINGFELD«, deren Lektüre KNUTH zur Lösung der Frage nach dem Erreger der Maul- und Klauenseuche für unerläßlich hält: Eine Reihe ganz unfertiger Untersuchungen — FERBER (24) nennt sie selbst »nicht erschöpfend« —, die für die Feststellung des Virus der Aphthenseuche absolut bedeutungslos sind, was ja KNUTH selbst (s. S. 606) zugegeben hat.

KNUTH jedoch behauptet in seiner Kritik (s. oben S. 598), daß er und seine Mitarbeiter in den zitierten Abhandlungen »Flagellaten« beschrieben hätten, gezüchtet aus dem Blute gesunder Rinder, die nach Größe, Gestalt und innerer Einrichtung mit der *Aphthomonas infestans* die allerhöchste Ähnlichkeit besitzen«.

Die Behauptung entbehrt zunächst wieder der Präzision. Aus dem Blute gesunder Rinder sind nämlich, wie wir aus der Literatur ersehen haben, zweierlei Formen gezüchtet worden: Kultur-Trypanosomen und Kultur-»Flagellaten«; aber weder die beschriebenen Kultur-Trypanosomen noch die Kultur-Flagellaten sind ja unter sich wieder identisch. Für die Kultur-Trypanosomen erhellt das ohne weiteres aus den Angaben der Autoren, aber auch unter den angeführten »Flagellaten« konstatieren wir schwerwiegende Differenzen. Ob die Kultur-Trypanosomen mit den Kultur-»Flagellaten« in irgendeiner genetischen Beziehung stehen, interessiert uns momentan nicht im geringsten.

Welches sind nun in diesem Wirrwarr von Geschöpfen die Individuen, die mit meiner *Aphthomonas* »die allergrößte Ähnlichkeit« haben sollen? Stecken sie in der Gruppe der Kultur-Trypanosomen oder in derjenigen der Kultur-Flagellaten? »Natürlich in der letzteren,« wird KNUTH antworten, »wie oben ja betont wurde.« Es wäre auch in der Tat heller Unsinn, die *Aphthomonas* mit Formen vergleichen zu wollen, wie sie z. B. unsre Textfig. 30 zeigt, mit Formen, von denen BONGER (S. 622) behauptet, daß sie mit *Tryposoma theileri* (Textfig. 29) mindestens nahe verwandt, vielleicht identisch seien«, oder mit den andern beschriebenen Trypanosomen, deren Abbildungen in den Originalarbeiten leicht nachgesehen werden können.

Nun aber sage ich: Wenn es so selbstverständlich ist, daß nur die Kultur-»Flagellaten« in Betracht fallen, weshalb beruft sich alsdann KNUTH auch auf RAUCHBAAR, MORGENSTERN, BONGER und HAGEMEISTER, trotzdem diese in ihren Arbeiten (3, 4, 5, 21, 26) nur von Trypanosomen berichten? Offenbar ist es KNUTH darum zu tun, mit einer möglichst langen Reihe von Namen aufzurücken, um so seinen Angaben ein größeres Gewicht zu geben: Es wird hier wenig nützen; solche Manöver verfangen nicht mehr; hier entscheiden Tatsachen, nichts sonst.

Also nehmen wir freiwillig an, KNUTH habe nur die Kultur-»Flagellaten« gemeint. Höchstwahrscheinlich sind aber diese untereinander wieder nicht identisch, denn die Größen- und Formenunterschiede in den Blepharoplasten (s. Textfig. 31 und 34) sind so beträchtlich, daß diese Annahme wohl berechtigt erscheint. Doch treten wir hier auf diese Frage gar nicht ein, denn ihre Beantwortung ist für den vorliegenden Fall ohne jede Bedeutung.

Für die Zusammengehörigkeit dieser Kultur-»Flagellaten« mit Trypanosomen sind (bis jetzt, STFF.), wie wir gehört, keine einwandfreien Beweise erbracht (ebensowenig ist das Gegenteil bewiesen); doch ist es sehr auffallend, daß in »sehr alten Kulturen« dieser »Flagellaten« wirkliche Trypanosomen auftreten (s. oben S. 619) und daß selbst in jungen Kulturen »ausnahmsweise Flagellaten von Trypanosomenform sich zeigen, bei denen der Blepharoplast dann fast immer dicht hinter dem Hauptkern liegt« (s. oben S. 620). Man sehe sich ferner unsre Textfig. 33, 35 und 36 an, die den BEHNschen Abbildungen 11, 18 und 19, Taf. VII entnommen sind, wo der Blepharoplast des »Flagellaten« bereits hinter den Hauptkern gerückt ist oder im Begriffe steht, es zu tun (Textfig. 33). Die »typischen« Flagellaten, wie sie BEHN abbildet, sind nichts andres, wie Crithidienformen von Trypanosomen[1]; CRAWLEY (oben S. 622) bezeichnet denn auch seine »Flagellaten« geradezu als *Trypanosoma americanum* und HENNINGFELD (oben S. 623) rechnet *Trypanosoma theileri* und die Kultur-»Flagellaten« unter dem Titel »wenig oder nicht pathogene Trypanosomen« zusammen. Man vergleiche ferner, zur Ergänzung des Gesagten, miteinander die Blut- und Kulturformen von *Trypanosoma paddae* Thiroux in DOFLEIN, Protozoenkunde, 2. Aufl., S. 454, Fig. 401 *C* und *D* und schaue sich in demselben Werk Fig. 313 an, die »herpetomonasähnliche« Form des *Trypanosoma rotatorium* Mayer aus künstlicher Kultur.

---

[1] S. auch: GONDER, R., Trypanosoma vespertilionis (BATTAGLIA). In: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LIII. Originale. 1910. S. 293.

Was wir von solchen Crithidienformen, wie sie Behn abbildet und beschreibt, halten müssen, erhellt auch deutlich aus den Untersuchungen Rodenwaldts über *Trypanosoma Lewisi*[1]. — Eine wilde Ratte, die trypanosomenfrei und stark mit Läusen besetzt war (in Läusen, die an uninfizierten Ratten gesogen hatten, wurden niemals Trypanosomen oder irgend etwas ihnen ähnliches gefunden), wurde getötet und ihre sämtlichen Läuse auf eine frisch infizierte, aber läusefreie Ratte übertragen. Von der infizierten Ratte wurden nun von 24 zu 24 Stunden Läuse entnommen und ihr Mageninhalt frisch sowohl wie fixiert und gefärbt untersucht. Innerhalb 5 Monaten gelang es so viermal einwandfreie Versuchsreihen durchzuführen.

Dem Zeitpunkt des Erscheinens nach ergibt sich folgende Reihenfolge der verschiedenen (im Läusemagen auftretenden) Formen:

a) Unveränderte Trypanosomen (Textfig. 37).

b) Kernteilungsformen, Lanzettformen } an allen Tagen täglich an Zahl zunehmend.

. . . . . .

c) Große *Crithidia*-Formen vom 5. Tage ab (Textfig. 38—41). Mit ihnen gleichzeitig *Leptomonas*-Formen vom 5. Tage ab.

d) Rosetten vom 5. Tage ab.

e) Kurze Crithidienformen mit kurzer dicker Geißel nach dem 10. Tage.

f) Kleine *Crithidia*-Formen nach dem 15. Tage (Textfig. 42).

g) Splitterförmige, sporozoitenähnliche Gebilde nach dem 20. Tage (Textfig. 43).

Interessant ist auch die Form, die nach Rodenwaldt das Vorbeiwandern des Blepharoplast am Hauptkern zeigt (Textfig. 44).

Während also im Läusemagen die Blepharoplasten des *Trypanosoma Lewisi* vor den Kern wandern, wodurch die Crithidienformen entstehen, können in den Kulturen von Behns »Flagellaten« die Blepharoplasten hinter den Hauptkern rücken, wodurch die Crithidienformen zu Trypanosmen werden. —

Behn bezeichnet die Individuen, die wir in den Textfig. 31 und 34 abgebildet haben, selbst als typische Formen der Kultur-»Flagellaten« (s. S. 615 u. 618/19); solche also muß Knuth gemeint haben, als er behauptete, er und seine Mitarbeiter hätten »Flagellaten« beschrieben, die mit meiner *Aphthomonas* die »allergrößte Ähnlichkeit« besitzen. Diese morphologische Übereinstimmung ist nach KNUTH sogar so groß, »daß jeder, der die fraglichen aus dem Blute der Rinder züchtbaren Flagellaten gründlich kennt, ihre **Identität** mit den von STAUFFACHER in seiner Arbeit gebrachten Abbildungen ohne weiteres zugeben wird« (s. oben S. 576).

---

[1] Rodenwaldt, E., Trypanoosma Lewisi in Haematopinus spinulosus. Mit 3 Tafeln und 1 Textfig. In: Centralbl. f. Bakteriol. 1. Abt. Bd. LII. Originale 1909. S. 30.

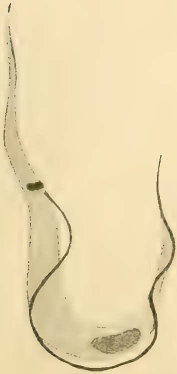


Fig. 37.[1]

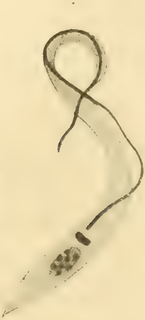


Fig. 38.[2]

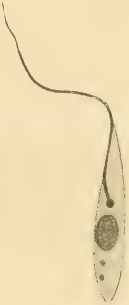


Fig. 39.[3]

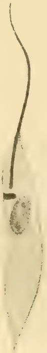


Fig. 40.[4]

Fig. 41.[5]

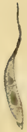


Fig. 42.[6]

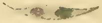


Fig. 43.[7]

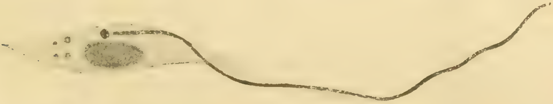


Fig. 44.[8]

Nun, BEHN wird sie jedenfalls gründlich kennen, jene Kultur-»Flagellaten« und wir wollen gleich noch einmal hören, was er von ihnen sagt (s. oben Nr. 17 unsres Literaturverzeichn.): »Die ersten Flagellatenformen sind immer sehr schmal und haben typische Crithidienform. Von dem meist in der vorderen Hälfte des Plasmaleibes, und zwar dicht vor dem Hauptkern liegenden Blepharoplasten entspringt eine kurze undulierende Membran, die in eine am Ende meist mit einem Knöpfchen versehene Geißel ausläuft« (S. 617).

---

[1] Es ist Fig. 3 auf Taf. I der Arbeit RODENWALDTS.
[2] » » Fig. 18 » Taf. II » » »
[3] » » Fig. 19 » Taf. II » » »
[4] » » Fig. 24 » Taf. II » » »
[5] » » Fig. 25 » Taf. II » » »
[6] » » Fig. 58 » Taf. III » » »
[7] » » Fig. 59 » Taf. III » » »
[8] » » Fig. 15 » Taf. II » » »

Vom typischen Bau bemerkt Behn, in Wiederholung des soeben Gesagten: »Die beiden Kerne liegen dicht nebeneinander, und zwar der Blepharoplast vor dem Hauptkern, beide in der vorderen Hälfte des Plasmaleibes. Der Hauptkern ist fast immer rund . . . der Blepharoplast ziemlich groß und oft rechteckig geformt; er . . . ist quer gestellt und vor ihm ist häufig eine Vacuole gelegen. Die vom Blepharoplasten ausgehende kurze undulierende Membran läuft in eine Geißel aus, die an der Spitze gewöhnlich geknöpft ist. Die Länge dieser Formen beträgt ungefähr 30—45 μ, die Breite $1^1/_2$—3 μ, die Länge der Geißel $^1/_3$—$^1/_4$ der Gesamtlänge« (S. 619). Man lese dazu auch die von Behn beschriebene Vermehrung dieser Individuen nach und sehe sich die Figuren seiner Taf. VII an, von denen ich oben S. 618 und 619 einige abgebildet habe, dazu die Textfig. 31 auf S. 615 aus seiner Arbeit Nr. 10! —

Also eine wirkliche Geißel besitzen diese »Flagellaten«; sie entspringt im Blepharoplast, bildet bei den typischen Formen sogar eine (kurze) undulierende Membran und geht vorn frei ab, als ein fadenförmiges Organ, das häufig an seinem Ende geknöpft ist. Die beiden Kerne liegen immer dicht nebeneinander; der Blepharoplast ist quer gestellt.

Angesichts dieser nunmehr klaren Sachlage ziehe ich das Fazit und sage: Es muß jemand schon in einer sonderbaren Geistesverfassung sein, wenn er die fundamentalen Differenzen, die sich hier zwischen Knuths »Flagellaten« und meiner *Aphthomonas* dokumentieren, übersehen kann. Nirgends finden wir in den Untersuchungen von Knuth, Behn usw. irgendeine Andeutung von dem Vorkommen jener kleinen runden, ovalen oder länglichen, mehr oder weniger gebogenen und spermoiden Formen, welche doch bei Maul- und Klauenseuche von der fundamentalsten Bedeutung sind; nirgends konstatiert Knuth bei seinen »Flagellaten« den ausgesprochenen Dimorphismus, wie ihn die großen Individuen von *Aphthomonas* zeigen: Wo Knuth Formen hernehmen will, die meinem *B*-Typus an die Seite gestellt werden könnten, ist mir unerfindlich. Er richtet vielmehr sein Augenmerk — alles andre ignorierend — einzig und allein auf den *A*-Typus. Aber von einer Geißel, wie wir sie bei jenem angetroffen und einer undulierenden Membran fehlt bei *Aphthomonas* jede Spur; einen dem Hauptkern dicht anliegenden, quer gestellten Blepharoplasten kennt *Aphthomonas infestans* nicht. Die von mir gezüchteten großen Formen besitzen einen Schwanz, d. h. der Körper des Individuums geht, mehr oder weniger rasch sich verjüngend, direkt in das Bewegungsorgan über. Letzteres ist also kein haarförmiges Gebilde, keine Geißel im gewöhnlichen Sinne des Wortes, kein Derivat des Protoplasmas, sondern ein Teil des protoplasmatischen Körpers selbst. Darauf wurde bereits in meiner ersten Arbeit mit jeder wünschenswerten Deutlichkeit hingewiesen. Es heißt dort S. 46/47: »*A*-Typus . . .« »Das eine Ende (des Körpers) geht in eine schlanke sehr feine Spitze über, während sich das andre Ende ziemlich rasch in einen Schwanz verschmälert, der ungefähr so lang ist, wie der übrige Körper. Bei andern Individuen dieses Typus . . . geht der Körper weniger deutlich abgesetzt in den Schwanz über; jener verschmälert sich vielmehr ganz allmählich in den letzteren. Wir dürfen also auch hier nicht von einer Geißel im gewöhnlichen Sinne des Wortes sprechen, sondern müßten das Bewegungsorgan als geißelartigen Schwanzanhang bezeichnen. Es liegt also hier in dieser Beziehung genau derselbe Fall vor, wie bei den kleinen Kulturformen . . . Typus *B* (S. 50 der ersten Arbeit): »Die Individuen . . . sind außerordentlich lang und schlank und laufen beidendig gleichmäßig spitz zu, so daß man hier nicht zwischen einem Körper- und Schwanzteil unterscheiden kann.« Und auf S. 49 lesen wir: »Im Bewegungsorgan besteht allerdings insofern ein Unterschied (zwischen *Leishmania* und *Aphthomonas*), als sich der Körper der *Leishmania* in eine wirkliche Geißel verjüngt, während das bei unserm Schmarotzer bekanntlich nicht der Fall ist.« Man sehe sich übrigens noch einmal die Fig. 60 bis 92 der Tafel II meiner ersten Arbeit an und vergleiche sie mit den Behnschen Abbildungen. Ich verzichte darauf, zum drittenmal auf die genannten Eigentümlichkeiten meiner *Aphthomonas infestans* aufmerksam zu machen.

Morphologisch sind also Knuths »Flagellaten« von meiner *Aphthomonas* so grundverschieden, daß eine Vergleichung zwischen ihnen überhaupt nicht möglich ist und wenn Knuth behauptet, daß zwischen ihnen die allergrößte Ähnlichkeit bestehe, ja, daß sie geradezu identisch seien, so muß ich das als eine im höchsten Grade brutale Entstellung von Tatsachen bezeichnen.

Knuth mußte zugeben (s. oben S. 599), daß meine Färbemethode bei seinen »Flagellaten« keine guten Bilder gebe und schon aus dieser Angabe konnten wir mit Sicherheit den Schluß ziehen, daß die morphologische Differenz zwischen den Kultur-»Flagellaten« und der *Aphthomonas* größer sei, wie Knuth glauben machen wolle und daß sie sich speziell in den Bewegungsorganen nachweisen lassen müsse: Die direkte Gegenüberstellung der beiden Formen hat unsre theoretischen Voraussetzungen vollauf bestätigt. Auch die Gründe, die wir oben für die chemische Differenz zwischen *Aphthomonas* und den Kultur-»Flagellaten« anführten, treffen genau zu: Meine Methode eignet sich in der Tat nicht zur Färbung eines Geißelapparates, wie ihn die Kultur-»Flagellaten« besitzen, weil dieser durchaus oxychromatischer Natur ist. Wäre Knuth in den microchemischen Reaktionen besser bewandert, so hätte er das als selbstverständlich voraussehen müssen. — Auf andre, zum Teil schnöde Bemerkungen diese Kritikers trete ich hier gar nicht ein[1]: Nach solch empörenden Handlungen muß Knuth darauf verzichten, in Zukunft auf diesem Gebiet ernst genommen zu werden. —

Meine *Aphthomonas infestans* bleibt als Erreger der Maul- und Klauenseuche bestehen. Ob sie Doflein in sein System paßt oder nicht (s. die neueste Auflage seines Protozoenwerkes), kann mir sehr gleichgültig sein. Besonders betonen muß ich zum Schlusse noch, daß keiner der Kritiker sich die Mühe genommen, meine Resultate zu kontrollieren. Und doch hätte ihnen eine einzige Züchtung des Aphtheninhaltes in den Nicolleschen Röhrchen bereits die Augen geöffnet. **Ihre Kritik entspringt also nicht einem wissenschaftlichen Bedürfnis, sondern persönlichen Motiven.**

III.

Im vergangenen Jahre konnten endlich die ersten Filtrierversuche mit genuiner Lymphe durchgeführt werden. Mittwoch, den 15. Dezember 1915 kam ich nach langem Warten wieder einmal in den Besitz einer kleineren Zungenblase, deren Inhalt ich durch Berkefeldfilter, die vorher sorgfältig geprüft wurden, filtrierte. Der Versuch gelang sehr gut; genau dieselben kleinen spermoiden Geschöpfe aus einem Köpfchen und einem Schwänzchen bestehend, die ich bereits aus der unfiltrierten Lymphe gezüchtet, erschienen auch bei der Kultivierung des Filtrates in der Nicolleschen Nährflüssigkeit. Allerdings nicht in der kurzen Zeit, wie dort. Während nämlich — wie ich bereits mitteilte — bei der Impfung der Nicolleschen Röhrchen mit unfiltrierter Lymphe die Nährlösung in günstigen Fällen schon nach 24 Stunden von den kleinen geschwänzten Formen wimmelt, sah ich im Filtrat erst nach einer Woche, also am 22. Dezember reichlichere Mengen jener Geschöpfe; Freitag, den 24. Dezember waren es ihrer dann allerdings sehr viele. Ich muß daher annehmen, daß vom Inhalt der genuinen Lymphe nur ein Teil durchzuschlüpfen vermochte und in der Tat waren auch die Köpfchen vieler Individuen außerordentlich klein. Möglicherweise hätte man bei besserem Ausgangsmaterial rascher Erfolg. Auch hier beobachtete ich in den Schwänzen hinter den Köpfchen das Auftreten weiterer Kügelchen, wie das in den früheren Kulturen bereits der Fall war. — Bacterien, welche die Poren der Filterkerzen ebenfalls passiert hätten, konnten in diesen Versuchen nicht nachgewiesen werden. Übertragung der filtrierten und in den Nicolleschen Röhrchen gezüchteten Lymphe auf ein gesundes Rind war leider nicht möglich, weil derartige Versuche in der Schweiz gegenwärtig verboten sind. Immerhin haben mir diese Versuche die Gewißheit gebracht, daß durch die Kultivierung des filtrierten Aphtheninhaltes dieselben Individuen entstehen, die ich schon längst als Erreger der Maul- und Klauenseuche bezeichnet habe. Es sind dieselben Geschöpfe, die ich mit oder ohne Schwanzansatz in dem Gewebe, im Blut und in der Lymphe gefunden, die ich aus Blut und besonders aus dem Blaseninhalt in ungeheuren Mengen gezüchtet und deren Reinkulturen im Tierversuch die Aphthenseuche hervorriefen. Ich bin daher über den Effekt der Übertragung kultivierter filtrierter Lymphe auf das Rind keinen Augenblick im Zweifel,

---

[1] Knuth ruft zu Beginn seiner Kritik höhnisch aus (s. S. 575 der vorliegenden Abhandlung): »Auf diesen Versuch an einer einzigen Kuh stützt sich das ganze übrige Beweismaterial des Verf.« Ich möchte diesen Kritiker bei diesem Anlaß auf seine Arbeit in der Berl. tierärztl. Wochenschr. 1911. Nr. 31. S. 549 (Knuth und Meissner, Zu den Blutbefunden bei der Milzruptur der Rinder) aufmerksam machen, wo es heißt: »Von zwei Impfversuchen verlief einer positiv ...« Auf wie viele Versuche stützt sich also hier mein Gegner?

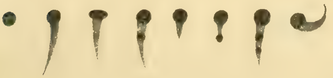


Fig. 45.
Kulturformen der filtrierten Lymphe.

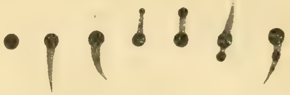


Fig. 46.
Kulturformen der unfiltrierten Lymphe.

falls das Ausgangsmaterial wirklich gut ist. In den beiliegenden Textfiguren stelle ich einige Formen aus den Kulturen der filtrierten und unfiltrierten Lymphe einander gegenüber. (Textfig. 45 u. 46.)

Die Kulturen der genuinen unfiltrierten wie der filtrierten Lymphe zeigen einen charakteristischen Geruch; am meisten erinnert er mich an denjenigen der Buttersäure. — Nevermann[1] bemerkt anläßlich der Prüfung des Grugelschen Impfstoffes gegen Maul- und Klauenseuche: »Der vom Landesgesundheitsamt in Rostock zur Verfügung gestellte Impfstoff stellt in besonderer Weise abgetötete, künstliche Kulturen des Erregers der Maul- und Klauenseuche dar und soll Tieren, subcutan injiziert, für einige Zeit Immunität gegen die Seuche verleihen. Die Immunität tritt jedoch erst 10 Tage nach der Einverleibung des Impfstoffes auf. Letzterer stellt eine trübe, in einzelnen Fläschchen gärende, sehr übelriechende Flüssigkeit dar. Trotzdem wurden bei keinem der geimpften Tiere unangenehme Erscheinungen beobachtet. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch hier die Buttersäure Ursache des »übeln« Geruches war.

Die Filtrierversuche, die selbstverständlich bei der ersten sich bietenden Gelegenheit wiederholt und mit dem Tierversuch (wenn möglich) verknüpft werden sollen, haben mir aber noch nach einer andern Seite hin definitiven Aufschluß gebracht. Bereits in meiner ersten Arbeit habe ich in Übereinstimmung mit Siegel die Ansicht vertreten, daß die Filtrierbarkeit eines Virus weder als Stütze noch gar als Beweis für die Ultravisibilität desselben anzusehen sei. Das ist für mich, nach den gemachten Erfahrungen, nunmehr zur Gewißheit geworden. Die Ausgangsstadien in meinen Filtrierversuchen sind bei geeigneter Färbung so gut sichtbar wie die Wesen der filtrierten Lymphe und wollte jemand annehmen, daß sich hinter diesen Geschöpfen erst der unsichtbare Erreger verberge, so müßte ich entgegnen, daß man alsdann mit demselben Recht auch hinter irgendeinem pathogenen Bacterium — Typhus-, Cholera-, Pestbacillen usw. — erst den eigentlichen aber invisibeln Krankheitsträger vermuten könnte. Ja, mir will scheinen, als hätte man hier sogar eher Ursache dazu, wie bei den pathogenen Protozoen; denn die Toxine, durch welche jene Mikroorganismen zerstörend wirken, sind in der Tat unsichtbar, während die pathogene Wirkung der protozoischen Krankheitserreger viel mehr auf einer direkten als auf einer indirekten Zerstörung der verschiedenen Gewebe beruht. Trotzdem ist es, soviel ich weiß, bis jetzt noch niemandem eingefallen, hinter dem bekannten Tuberkelbacillus erst noch einen unbekannten, ultravisibeln Erreger der Lungenschwindsucht anzunehmen. Es ist mir übrigens unerfindlich, welchen Nutzen die Naturforschung aus solchen Spekulationen ziehen sollte; lebhafter dagegen könnte ich mir die Folgen einer derartigen mystischen Behandlung biologischer Probleme ausmalen: Sie würden etwa denjenigen entsprechen, welche der Glaube an das Magisterium universale für die Chemie zeitigte. — Wir haben ferner gesehen, wie auch auf dem Gebiete der Trypanosomenforschung das Dogma von der ultravisibeln Natur filtrierbarer Virusarten allmählich ins Wanken kommt und wir wollen uns hier noch einmal an die Ausführungen von Fry und Ranken erinnern, welche darauf aufmerksam machten, daß aus Trypanosomen »Körnchen« ausgestoßen werden, welche mit der Entwicklung dieser Lebewesen in naher Beziehung stehen und die Tatsache verständlich machen, daß Blut, in dem keinerlei Trypanosomen nachweisbar sind, für empfängliche Tiere ansteckend sein kann — eine Tatsache, »für deren Erklärung man oft an ein ultramikroskopisches Stadium der Erreger gedacht hat.«

---

[1] Nevermann, Prüfung des Grugelschen Impfstoffes gegen Maul- und Klauenseuche. (Berl. tierärztl. Wochenschr. 1913. Nr. 30. S. 537.)

Die durch die Filterporen schlüpfenden Wesen brauchen nicht notwendigerweise kleiner zu sein, wie die Poren, d. h. ihr normaler Durchmesser muß den Durchmesser des Porus nicht unbedingt unterschreiten, da sich ja protoplasmatische, also halbflüssige Gebilde ganz wohl erheblich deformieren und den Kanälchen, durch die sie schlüpfen sollen, anpassen können. Wir dürfen nicht vergessen, daß wir an den Filterapparat die Saugpumpe ansetzen und daß demzufolge auf die zu filtrierenden Geschöpfe ein Außendruck ausgeübt wird, welcher deformierbare zellige Wesen eventuell durch Poren hindurchzuzwängen vermag, durch die sie niemals frei fallen könnten. Das ist uns ja eigentlich im Prinzip nichts Neues: Selbst höhere Lebewesen schlüpfen etwa durch Öffnungen, die so eng sind, daß man ein Passieren zum vornherein für unmöglich hielte.

Vermutlich spielt bei jenen Filtrierversuchen auch die Form der Microorganismen eine Rolle. So geht nach Battaglia[1] das *Trypanosoma* der Nagana nur dann ins Filtrat über, »wenn es sich in Form der rundlichen, intra- und extraglobulären amöbischen Körperchen befindet und dagegen nicht, wenn es die längliche, spindelförmige, spermoide oder vollständige Form aufweist.«

---

[1] Siehe S. 534 der vorliegenden Abhandlung.
Siehe auch: Volpino, Rivista d'Igiene e Sanità publica. Anno 1905. p. 787.

Wenn wir diese Beobachtungen BATTAGLIAS auf die *Aphthomonas infestans* übertragen dürfen, so müßte ein bedeutender Teil der Blasenlymphe filtrierbar sein, weil der Erreger hier vornehmlich die Kugelform, und zwar zudem in den bescheidensten Dimensionen repräsentiert. Höchstwahrscheinlich trifft das auch zu; doch gestatten mir meine eignen Untersuchungen ein abschließendes Urteil in diesem speziellen Punkte noch nicht. — Nicht filtrierbar dürften auch bei der Maul- und Klauenseuche die bereits mehr oder weniger geschwänzten, also spermoiden Formen des Blaseninhaltes sein, wie wir sie z. B. in der Fig. 26, Taf. XII photographiert sehen.

Über Ultravisibilität und Filtrierbarkeit äußert sich auch FREI-Zürich. Im Zürcher Rathausvortrag vom 11. November 1915 (s. Schweizer Archiv f. Tierheilkunde. Bd. LVIII. Heft 1. 1916. S. 3/4) bemerkt er zu dieser Frage folgendes: ». . . Eine besondere Gruppe unter den unbekannten bilden die sogenannten ultravisibeln und filtrierbaren Seuchenkeime, zu denen die Erreger der Maul- und Klauenseuche, der Rinderpest, der afrikanischen Pferdesterbe, der Schweinepest, der Pocken u. a. gehören. Ultravisibel werden diese Microorganismen genannt, weil man glaubt[1], daß ihre Größe jenseits der mikroskopischen Sichtbarkeit liege. Diese Auffassung stützt sich vornehmlich auf die Filtrierbarkeit, d. h. die Eigenschaft, durch besondere, außerordentlich feinporige Filter, welche die gewöhnlichen Krankheitserreger, z. B. Bacterien, zurückhalten, hindurchzugehen. Diese Organismen müßten also noch kleiner sein als die Bakterien, ihr Durchmesser würde demnach weniger als $^1/_{1000}$ Millimeter betragen. Da man solche Gebilde als lebende Zellen nicht zu kennen gewohnt ist, könnte man sich veranlaßt sehen, dem Gesetz, daß alles, was die charakteristischen Eigenschaften des Lebens aufweist, zum mindestens aus einer Zelle bestehen müsse, Ausnahmen zuzugestehen, d. h. die Annahme zu machen, die ultravisibeln Lebewesen seien keine Zellgebilde mehr. Hierzu ist man aber doch nicht genötigt, indem man tierische Lebewesen kennen gelernt hat, die zu gewissen Zeiten ihres Daseins so klein sind, daß sie die Filter passieren . . .

Die sogenannten filtrierbaren Infektionserreger geben aber noch zu weiteren Erörterungen in andrer Richtung Anlaß. Die Filtrierbarkeit ist nämlich, auch wenn die Weite der Filtrierporen bekannt ist, kein

---

[1] Von mir gesperrt. STAUFFACHER.

Maßstab für die Größe des durchpassierenden Körperchens. Denn deformierbare, halbflüssige Gebilde, wie es gewisse Zellarten sind, können unter Anpassung an die Form und Weite der zu passierenden Öffnung durch Poren durchschlüpfen, deren Durchmesser viel geringer ist als ihr eigner Durchmesser bei Kugelgestalt. Ich brauche hier zur Analogie nur an die weißen Blutkörperchen zu erinnern, die bei der Entzündung unter weitgehender Deformierung durch äußerst enge Öffnungen der Blutgefäßwand hindurchkriechen, wozu die starren roten Blutkörperchen zunächst nicht befähigt sind. Und doch wird niemand behaupten, die weißen Blutkörperchen seien kleiner als die roten. Die Filtrierbarkeit der filtrierbaren Krankheitserreger sagt also nichts aus über ihre Größe[1] ...«

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, daß ich alle meine Filtrierversuche bis jetzt unter möglichst geringer Saugwirkung, also bei möglichst kleinem Außendruck durchführte.

Frauenfeld, März 1917.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Fig. 1—25. Rote Blutkörperchen behaftet mit dem Erreger der Maul- und Klauenseuche. Säurefuchsin. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Photographiert[2] bei etwa 3000facher Vergr.

Fig. 26. Spermoide Form aus genuiner Lymphe. Säurefuchsin. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Photographiert bei etwa 3000facher Vergr.

Fig. 27. Spermoide Formen aus Kulturen. Säurefuchsin.

Fig. 28. Spermoide Formen aus Blut. Säurefuchsin. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau.

Tafel XIII.

Fig. 29—32. Rote Blutkörperchen behaftet mit dem Erreger der Maul- und Klauenseuche. Säurefuchsin. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Photographiert bei etwa 3000facher Vergr.

Fig. 29. Gregarinenartiges Stadium der spermoiden Form.

Fig. 30 und 31. Austritt von Kugelformen des Schmarotzers aus den Erythrocyten ins Serum.

---

[1] Ebensowenig kann man anderseits aus der Unfähigkeit von Bakterien, Filter zu passieren, einen Schluß auf ihre Größe, bzw. auf das Verhältnis ihres Durchmessers zu dem des Porus ziehen (Frei, loc. cit. S. 5).

[2] Vgl. die Anmerkung auf S. 530 dieser Arbeit.

Fig. 32. Spermoide und kugelförmige Stadien des Schmarotzers. Die spermoide Form frei.

Fig. 33. Spermoide Form frei im Serum. Säurefuchsin. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Photographiert bei etwa 3000facher Vergr.

Fig. 34. Die Fig. 29 in der Färbung des Originalpräparates gezeichnet.

Die Fig. 35—63 sind in der Färbung der Originalpräparate gezeichnet. Säurefuchsin. Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau.

Fig. 35. Gregarinenähnliches Stadium der spermoiden Form in Längsteilung.

Fig. 36—39. Spermoide Formen teils frei, teils den Erythrocyten anhängend und dann in Längsteilung.

Fig. 40. Die Fig. 30 gezeichnet.

Fig. 41. Im Erythrocyten steckende eingerollte Form; die einander sich nähernden Enden verdickt.

Fig. 42. Ovale und spermoide Formen des Schmarotzers. Letztere zum Teil frei, zum Teil den Blutkörperchen anhängend oder anliegend.

Fig. 43. Die Fig. 33 gezeichnet.

Fig. 44. Spermoide Formen frei und dem Blutkörperchen anliegend.

Fig. 45. Spermoide Form dem Blutkörperchen anhängend. Schwanz verkürzt.

Fig. 46—52. Einige spermoide Formen aus dem Blut.

Fig. 50 und 51. »Köpfchen« geteilt.

Fig. 48 und 49. »Köpfchen« mit Vacuolen?

Fig. 53. Blutkörperchen mit kegelförmigen und spermoiden Formen des Schmarotzers behaftet.

Fig. 54. Blutkörperchen mit acht kugelförmigen Schmarotzern.

Fig. 55 und 56. Die Kügelchen, entstanden beim »chromidialen Zerfall« der großen Formen, beginnen zum Teil Schwänze zu bilden.

Fig. 57—63. Große Formen des A- und B-Typus im »chromidialen Zerfall«.

Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden (Macrobiotus Hufelandii).

Von

H. Baumann.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Über die Anatomie der Tardigraden liegt eine Anzahl Arbeiten vor, die sich größtenteils auf Macrobioten und zwar *M. Hufelandii* beziehen. Zu nennen sind hier die älteren Arbeiten von Doyère (1840) und Greeff (1866), die die Darstellung der äußeren Morphologie, auch teilweise des Muskel- und Nervensystems enthalten. Plates Untersuchung (1889) vervollständigte jene Ergebnisse; Plate stellte vor allem die Getrenntgeschlechtlichkeit der Tiere fest. Lance (1896) faßt im anatomischen Teil seiner Arbeit im wesentlichen das Bekannte zusammen, ohne neue Angaben machen zu können. Seine Ansicht über den Geschlechtsapparat ist sogar eigentlich ein Rückschritt und schon von Plate überholt. Weiter führten dagegen die Arbeiten von Basse (1905) und Henneke (1911), jene über *M. Hufelandii*, diese über *M. macronyx*. Vor allem wurden durch sie Einzelheiten an den Geschlechtsorganen und -produkten, sowie an den Extremitäten bekannt. Basse wendete auch zuerst die Schnittmethode an, konnte aber aus den histologischen Studien keine bemerkenswerten Ergebnisse erhalten.

In der vorliegenden Arbeit werden einige Beobachtungen veröffentlicht, die teils für die Biologie der Makrobioten von Bedeutung sind, teils, besonders in Hinsicht auf den weiblichen Geschlechtsapparat, über die bisherige Kenntnis hinausführen. Es war nicht die Absicht, auf die systematische Stellung der Tardigraden einzugehen; aber bei Besprechung der Organe, die dem einen oder anderen Forscher in phylogenetischer Beziehung wichtig erschienen waren, mußte auf diese Meinungen natürlich eingegangen werden.

Die Untersuchung wurde sowohl an asphyktischen als auch an solchen Tieren, die sich in Bewegung befanden und schließlich an

Schnitten durchgeführt. Als geeignetste Konservierungsflüssigkeit ergab sich das Henningsche Gemisch (Ztschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 17, 1900), das für 4 St. heiß angewandt wurde, wodurch stets eine vollkommene Streckung der Objekte erreicht wurde. Bei dieser Konservierung erübrigte sich auch ein Anstechen des Chitins, um Xylol und Paraffin gut eindringen zu lassen, da das Chitin, wohl durch die Salpetersäure, recht durchlässig wird. Gefärbt wurde mit Heidenhainschem und Delafieldschem Hämatoxylin.

Die Körperform.

Diese wurde von früheren Forschern, es sei nur auf Lance und Doyère hingewiesen, so dargestellt, daß sich nur wenig hinzufügen läßt. Der Querschnitt des Körpers ist »trilobitenartig«, wie sich Lance ausdrückt, und wie Doyère es abbildet. Der Körper ist nämlich durch zwei Längsfurchen auf der Rückenseite in drei Teile geteilt, deren mittlerer höher ist als die beiden seitlichen. Die zwei Längsfurchen entsprechen dem Verlauf der beiden Paare der dorsalen Längsmuskeln. Hinter dem Vorder- und vor dem Hinterende verwischen die Furchen entsprechend den Endpunkten der Muskelstränge, derentwegen auf Plates Abbildungen verwiesen sei. Die Ventralseite ist leicht dorsal gebogen.

In der Transversalebene sind bereits von Lance sechs ringförmige, tiefere Einschnürungen in der Körperhülle bemerkt worden (lignes segmentaires), zu denen noch vier intersegmentale (lignes intersegmentaires) — vom ersten Extremitätenpaar hinterwärts je eine zwischen zwei segmentalen —, treten.

In diese Einschnürungen fallen die Insertionspunkte der Muskeln und diese haben jene ihrer Lage nach wohl bestimmt, indem an den Insertionsstellen die nicht widerstandsfähige Hülle dem Muskelzug nachgab. Auf diese Querfurchen und die dadurch entstandene Gliederung des Körpers wird bei der Besprechung der Pigmentierung noch einmal zurückzukommen sein.

Die Mundöffnung liegt bei *M. Hufelandii* terminal, bei *M. Oberhäuseri* ventral. Die Lage bei *M. Hufelandii* wird nicht als die ursprüngliche angesehen werden dürfen. Denn das Vorhandensein eines Oberschlundganglions mit Schlundring und die hierin liegende Analogie mit Anneliden und Arthropoden legt nahe, daß bei den Tardigraden ein ebenso über die Mundöffnung hervorragender Kopflappen vorhanden war, der Mund also nicht terminal, sondern ventral lag. Die

Verlagerung an das vordere Körperende ist vielleicht mit der Ausbildung des chitinigen, starren Saugapparates in Zusammenhang zu bringen. indem der Saugakt selbst mit geringerer Anstrengung ausgeführt werden kann. wenn das Saugrohr umgebogen in der Längsrichtung des Körpers liegt. In diesem Fall ist ein Anpassen der Mundöffnung an die auszusaugende Zelle (Pflanzenzelle etwa) leichter, weil durch einfache Vorwärtsbewegung der Körper samt Saugrohr auf die Zelle zugeführt wird. Es sei hier auf die Ansicht Richters', die Tardigraden könnten mit den Nematoden verwandt sein, hingewiesen. Richters (1909) stützt sich dabei vor allem auf den »nematodenartigen Schlundkopf«, auf den in demselben Zusammenhang schon v. Erlanger (1895) hingewiesen hatte. Ich glaube aber, daß diese gleichartige Schlundkopfbildung eher ein Ergebnis der gleichartigen saugenden Nahrungsaufnahme ist. Schon allein das Vorhandensein der Bauchganglienkette mit einem Oberschlundganglion bei den Tardigraden schließt diese Verwandschaft aus. Auch Rauther (1909) verhält sich hiergegen in seiner Arbeit über die Nematoden ablehnend.

Viel auffallender und an die Nematoden erinnernd ist, daß der After nicht, wie Basse angibt, am Hinterende, sondern wie Lance bemerkte, deutlich ventral, etwa um ein Viertel des Abstandes zwischen den beiden letzten Extremitätenpaaren, vor dem Körperende, liegt (Fig. 8 und 9). Dies ist darum auffallend, weil bei den freilebenden Anneliden und Arthropoden, d. h. den Tiergruppen, die auf Grund des Baues des Nervensystems als den Tardigraden näher stehend angenommen werden müssen, sich eine solche Lage des Afters überhaupt nicht findet. Bei den Anneliden liegt er stets terminal. Bei den Arthropoden liegt er jedenfalls nie vor dem letzten Beinpaar, was vor allem auch für die Milben gilt, in deren Nähe die Tardigraden mit Vorliebe gestellt wurden. Das Gesagte bezieht sich zunächst nur auf die Makrobioten, da es mir bisher nicht möglich war, andere Tardigradenarten zu bekommen. Vielleicht würde sich herausstellen, daß bei diesen der After hinter dem letzten Beinpaar liegt; dann wäre bei den Makrobioten eine weitgehende Verwachsung der letzten Extremitäten und eine dadurch hervorgerufene ventrale Verschiebung des Afters anzunehmen. Sehr wahrscheinlich ist dies aber nicht, da wohl eine solche Verwachsung den After eher dorsal verschieben müßte. Die gleiche Lage des Afters kommt unter den Anneliden bei den Rotatorien vor, bei denen sie aber wohl mit der ursprünglich festsitzenden Lebensweise zusammenhängt.

Das Integument.

Am Integument wurden bisher zwei Teile unterschieden: Eine chitinige Kutikula und die sie ausscheidende Hypodermis. So erscheint es an asphyktischen Tieren, da bei diesen die Hypodermis durch den im Körper herrschenden Druck fest an die Kutikula angepreßt wird. Bei einem beweglichen Tier sieht man jedoch, daß die Matrix gar nicht dieser leicht sichtbaren äußeren Hülle anliegt, sondern sie nur an den Anheftungsstellen der Muskeln berührt, im übrigen aber bis zu 5 μ von ihr abstehen kann. Wie Schnitte ergeben, erhalten die Hypodermiszellen ihren Abschluß nach außen hin vielmehr auch durch eine unter dieser äußeren Hülle liegenden dicken zweiten Hülle (Fig. 1 *Cu*) die im Gegensatz zu der äußeren sehr geschmeidig ist und darum jeder Bewegung der Hypodermis zu folgen vermag. Diese zweite, innere Hülle ist die wirkliche Cuticula, die derjenigen anderer Tiere, ihrer Verbindung mit der Hypodermis nach entspricht. Die äußere »Hülle« (*Hü*) dagegen ist spröde und muß sich der Bewegung des Körpers entsprechend knicken und falten.

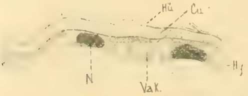


Fig. 1.

Schnitt durch das Epithel von *Macrobiotus* Hufelandii.

Die Hülle ist recht dünn, etwa nur ein Viertel so dick als die Cuticula. Sie ist aber außerordentlich widerstandsfähig und wird darum von PLATE mit Recht als »derb« bezeichnet. Auch bei starker, etwa 2000facher Vergrößerung erscheint sie auf Schnitten nur als doppelkonturiertes Band ohne jede Schichtung. Auf abgeworfenen Hüllen und auf Hüllen eingetrockneter oder asphyktischer Tiere lassen sich zahlreiche Poren, die im ganzen regelmäßig über den ganzen Körper samt Extremitäten verteilt sind, erkennen. Sie sind oval, etwa 0,5 μ lang und scheinen rings von einem flachen Wulst umgeben zu sein. Sie dienen dem Wasserdurchlaß und spielen so vielleicht eine Rolle bei der Atmung, sicher bei dem Phänomen des Wiederauflebens nach der Eintrocknung. Außerdem befinden sich in der Hülle die großen von BASSE gefundenen Extremitätenporen, die zu den Extremitätendrüsen gehören. Die Hülle wird von Cuticula und Hypodermis natürlich auch noch am After und an der Mundöffnung berührt. Dieser letztere Kontakt löst sich besonders leicht, was nicht nur bei der Bildung der Simplexformen durch Ausstoßung des ganzen chitinigen und teilweise verkalkten Saugapparates zum Ausdruck kommt; hierbei findet nämlich nach der erfolgten Ausstoßung ein

Zurückziehen des eigentlichen Körpers von der nunmehr trichterförmig vorstehenden Hülle statt (Fig. 2). Vielmehr erweist jenes auch der Vorgang der Häutung, bei der meist ein ansehnlicher Teil der Hülle am Vorderende aufgelöst wird. Es liegt nahe, hierbei an eine Wirkung der von Plate und Basse bemerkten »keulenartigen kleinen Säckchen, die oberhalb und unterhalb der Mundöffnung seitlich liegen« (Basse S. 5) zu denken, so, daß diese Drüsen ein chitinlösendes Sekret aussondern, während die sogenannten Speicheldrüsen zum Saugapparat zu rechnen wären. Aber Bestimmtes konnte hierüber noch nicht ausgemacht werden.

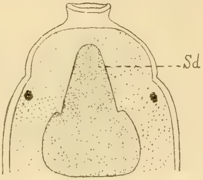


Fig. 2.
Schematisches Bild vom Vorderende von M. Huf. im Simplexstadium.

Die Cuticula (Fig. 1 *Cu*) liegt der Hypodermis dicht auf; sie ist, wie gesagt, beträchtlich dicker als die Hülle, etwa 1 μ dick. Sie läßt auf Schnitten eine feine Streifung erkennen, die der Ausdruck für feingeschichtete Lamellen ist. Diese Struktur läßt sich, wie Plate, der sie für die Struktur der Hülle hielt, schon feststellte, auch an manchen lebenden Tieren sehen. Den Poren der Hülle irgendwie entsprechende Bildungen sind in ihr nicht zu finden, trotzdem solche wohl vorhanden sein müssen, da die Hülle aus der Cuticula hervorgehen muß. Wie dies letztere geschieht, ob die ganze Cuticula bei einer Häutung zur Hülle wird, oder ob nur einige Lamellen hierzu abgespalten werden, konnte nicht entschieden werden. Zwischen Hülle und Cuticula befindet sich vermutlich Wasser. Die Cuticula selbst ist quellbar, was leicht bei wiederauflebenden Tieren beobachtet werden kann.

Daß es sich bei der Unterscheidung der Cuticula von der Hülle nicht um einen Beobachtungsfehler handelt, etwa derart, daß hier in der Häutung begriffene Tiere vorlagen, wie die von Plate beschriebenen, geht aus der Regelmäßigkeit hervor, in der beide Chitinbildungen auftreten; auch die Zeichnung Basses (Fig. 19) ,wo die neue Chitinschicht eher dünner angegeben ist als die alte, sowie Plates Bemerkung, daß bei sich häutenden Tieren die innere Chitinlage nicht ganz so dick ist, wie die äußere (S. 495) erweisen nach dem Gesagten, daß es sich hier um ganz andere Umstände handelt.

Die Hypodermis (Fig. 1 *Hy*) besteht aus einem Plattenepithel. Der Kern der rechteckigen Epithelzelle nimmt etwa deren neunten Teil ein (Fig. 1, 4, *N*). Er ist kreisrund in der Aufsicht und hat einen runden, manchmal auch einen sichelförmigen Nukleolus (Fig. 4 *Nl*).

Das Plasma ist durch große Vakuolen ausgezeichnet (Fig. 1, 4 *Vak*). Diese sind nicht als durch Konservierung usw. hervorgerufene Kunstprodukte zu betrachten, sondern sind auch an asphyktischen Tieren unmittelbar zu beobachten (Fig. 4). Vielleicht spielen sie eine Rolle beim Eintrocknen der Tiere. Sie liegen meist proximal und lassen distal einer kontinuierlichen Plasmaschicht Platz. Das Plasma ist im Leben ganz hellgelbbraun gefärbt. Mehrere Einschlüsse sind in den Zellen zu sehen.

Plate fiel eine »Varietät« von *M. Oberhäuseri*, wie er es nannte, auf, die durch neun ringförmige Streifen bräunlichen Pigmentes ausgezeichnet war und die Plate in seiner Figur 24 abbildete. Greeff beobachtete eine derartige Zeichnung offenbar regelmäßig bei derselben Spezies. Es hat sich nun gezeigt, daß nicht nur *M. Oberhäuseri*, sondern ebenso *M. Hufelandii* bald mehr, bald weniger deutlich diese Streifen trägt. Bei *M. Hufelandii* können sie nicht bräunlich genannt werden, sie scheinen überhaupt nicht durch ein Pigment gebildet zu sein, sondern durch farblose, aber große und deutlich umrandete Körnchen. Diese Körnchen liegen ganz dicht an der Zellperipherie, sodaß sie sogar häufig — im Leben — in die dicht anliegende Cuticula hineingedrückt erscheinen. Plate erwähnt die Zeichnung bei seiner Varietät nur auf der Rückenseite. Es findet sich eine solche aber auch auf der Bauchseite und der Außenseite der Extremitäten (Fig. 3 *a*, *b*), während die Körperseiten davon freibleiben. Die Zeichnung ist auch nicht bei allen Tieren gleich, vor allem können auf der Ventralseite einige Teilbänder breiter oder schmäler, zusammenhängend oder unterbrochen sein. Es scheint, daß die Bandgrenzen mit Zellgrenzen zusammenfallen, so daß also eine Zelle entweder ganz körnchenfrei ist oder einen regelmäßigen Körnchenbelag hat. Die Abbildungen (Fig. 3 *a*, *b*) zeigen die Rückenseite (*b*) und die Bauchseite (*a*) desselben Tieres, bei dem auf dem Rücken die Bänder auch noch teilweise durch median verlaufende Brücken (*Br*) verbunden sind. Im allgemeinen entsprechen die zwischen den Bändern liegenden Streifen den segmentalen und intersegmentalen Furchen von Lance. Diese Zeichnung kann in ihrer Ausbreitung nicht von dem Verlauf der Muskeln abhängen, wie dies Plate für die echte braune Pigmentierung annimmt, obwohl sie ebenfalls durch Bildungen innerhalb der Hypodermiszellen zustande kommt; denn wenn jene Beziehung zu den Muskeln bestände, könnten sich nicht beispielsweise fortlaufende dorsale Querbänder finden, sondern diese müßten entsprechend den dorsalen Längsmuskeln Unterbrechungen aufweisen (vgl. Lances Fig. 1). Dasselbe gilt z. B. auch für den großen Rückenschild zwischen III. und IV. Extremitätenpaar.

Skulpturen der Hülle sind bei den Tardigraden sehr verbreitet, am ausgeprägtesten bei den *Echiniscus*-Arten. Diese hat Richters (1902) daraufhin untersucht. Er fand stets sechs Hauptplatten (Richters 1902, Abb. 4): 1 über der Stirn, 1 oberhalb jedes Beinpaares und 1 über dem After. Dazu treten zwischen II und III, III und IV, IV und V Hauptplatte, drei Schaltplatten. Zum Teil finden sich diesen Platten entsprechende Stücke bei der Zeichnung der Makrobioten, nämlich die Stirnplatte I, die Platten über den drei vorderen Extremitätenpaaren II, III, IV und die zwei vorderen Schaltplatten. Diese sind nicht geringer als die Hauptplatten ausgebildet, was auf die Streckung des Körpers der Makrobioten im Vergleich zu dem der Echinisciden zurückzuführen sein mag. Beträchtliche Unterschiede finden sich dagegen an den beiden Körperenden, indem vorne bei den Makrobioten der »Stirnplatte« noch ein Band I′ vorgelagert ist, hinten an Stelle der dritten Schalt- und vierten Extremitätenhauptplatte und der

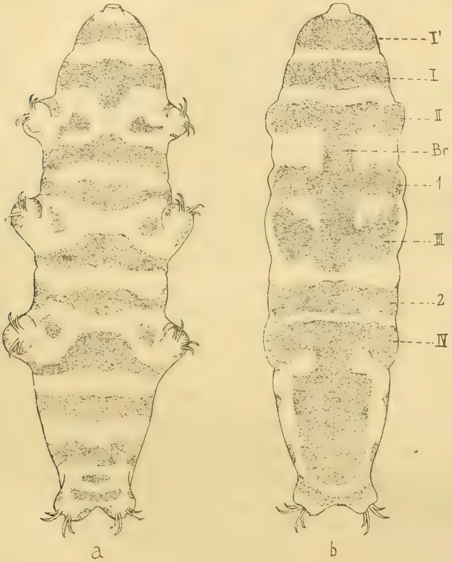


Fig. 3.

Zeichnung der Hypodermis: a) Ventralseite, b) Dorsalseite.

Afterplatte eine zusammenhängende Rückendecke getreten ist. Auch diese Besonderheiten stehen wohl in Zusammenhang mit dem gestreckten Körper der Makrobioten. Wie bei den *Macrobiotus*-Arten, so setzt auch bei den Echinisciden die Plattenbildung an den Körperseiten aus und nach Richters' Abbildungen ist auch anzunehmen, daß letzteren Arten auch auf der Bauchseite jede Skulptur fehlt. Bei *Macrobiotus* setzt sie sich dagegen aus zwei Stirnstreifen, je zwei Streifen zwischen den Extremitätenpaaren und einem großen und 1—2 kleinen Afterstreifen zusammen. Dazu treten noch kleine Stücke an der Innen- und Außenseite der Extremitäten (Fig. 3 *a*).

Ob diesen in solcher Weise ausgezeichneten Zonen eine biologische Bedeutung zukommt, ist nicht bestimmt einzusehen. Wie bei den Echinisciden so kommen sie auch bei den Makrobioten bei der Eintrocknung nach außen zu liegen, indem die körnchen- oder plattenfreien Einschnürungen beim Einschrumpfen des Tieres natürlich vertieft, nach innen gezogen werden. Vielleicht spielt die Ausbildung der Körnchen oder Platten für diesen Zustand eine Rolle, indem sie einen mechanischen Schutz dem Tierchen verleihen. Allerdings ist in diesem Falle zu erwarten, daß die *Echiniscus*-Arten sich beim Eintrocknen bäuchlings einrollen, was festzustellen mir aus Mangel an Material nicht möglich war.

Daß jene neun Zonen übrigens auch in ganz anderer Weise ausgebildet sein können, zeigt die Abbildung 26 Plates von *M. Tuberculatus,* bei dem sich 9 Reihen von »Buckeln von warzenförmiger Gestalt« finden oder *M. ornatus* mit 9 Stachelreihen, *M. verrucosus* mit 9 Pigmentstreifen. Schließlich ist noch zu bemerken, daß diese letztgenannten Skulpturen sich wie die der Echinisciden in der Hülle befinden, während die Körnelung bei *M. Hufelandii* und *Oberhäuseri* in der Hypodermis liegt, denn die Exuvien sind vollkommen zeichnungsfrei. Ein enger Zusammenhang zwischen beiden Bildungen ist nach ihrem Vorkommen an denselben Körperstellen unverkennbar. Vielleicht stellen die Verhältnisse bei den beiden *Macrobiotus*-Arten die ursprünglicheren dar, indem hier die betreffenden Hypodermiszellen noch nicht im Stande sind, besonders starkes Chitin, die Platten zu bilden, sondern nur erst Körner bilden, die nicht einmal aus den Zellen in das Chitin übertreten.

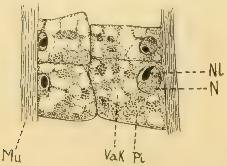


Fig. 4.
Hypodermiszellen des Rückens (nach d. Leben).

Von der besprochenen Körnelung muß das gelbbraune Pigment unterschieden werden, das ein Stoffwechselprodukt ist und von Ernährungszustand und Alter abhängig ist (Basse). Es bildet verschieden große Flecke unregelmäßig im Plasma der Zellen zerstreut (Fig. 4 *Pi*). Schließlich kommen noch kugelige dunkelbraune verhältnismäßig große Einschlüsse in den Vakuolen der Zellen vor, über die ich nichts weiter aussagen kann. Sie sind ganz kompakt. Vielleicht stehen sie in Zusammenhang mit protozoischen Parasiten.

Die Extremitäten.

Bei allen bisher bekannt gewordenen Tardigraden zählt man vier Paare von Extremitäten. Die Vierzahl hat ja lange den Anlaß mit gegeben, die Tiergruppe zu den Arachnoiden zu stellen. Wie bereits eingangs erwähnt, sind die vier Extremitätenpaare aber ihrer Lage nach nicht gleichwertig, indem drei Paare zwischen Mund und After, das vierte Paar aber jenseits des letzteren liegt. Schon dieses mindert den Wert der Extremitäten als eines systematisch entscheidenden Merkmals.

Die Extremitäten sind kurze, zylinderförmige Ausstülpungen der Leibeshöhle, und haben in halber Länge eine seichte, hinten deutlichere Einschnürung — von Basse Gelenk genannt —. Diese fehlt dem vierten Paar, das überhaupt stummelförmiger ausgebildet ist; im Gegensatz zu den anderen steht es auch sehr eng zusammen, indem die Afterbeine nicht nach der Seite, sondern schräg nach hinten gestellt sind (Fig. 3, 8). Auch ihre Muskulatur ist anders ausgebildet, indem fünf Muskeln bis in die Extremitätenenden hineinziehen (Basse, Fig. 17). Bei den übrigen Extremitäten gibt es besondere Extremitätenmuskeln, keine seitlichen, aber vordere und hintere (Fig. 6). Vorne sitzen drei Muskeln an, von denen zwei bis in die Extremitätenspitze ziehen (Fig. 6 *a*, *b*), von denen vor allem *b* wegen der Krallenbewegung wichtig ist. Hinten inserieren zwei Muskeln, von denen nur einer bis in die Extremitätenspitze sich erstreckt. Die Extremitätenmuskulatur, ihren Zusammenhang mit der Rumpfmuskulatur beschreibt Basse eingehend, worauf hier verwiesen sei. Nach der ganzen Anordnung kann nur eine Bewegung in einer Ebene, die etwa um 30° ventralwärts von der Sagittalebene abweicht, stattfinden. Die Innervation der drei vorderen Beinpaare erfolgt durch ein besonderes Ganglion (s. Basse), während sie in den Afterbeinen vom vierten Körperganglion aus unmittelbar erfolgt.

Am Ende jeder Extremität sitzt ein stets gleichgebildetes Doppelkrallenpaar. Bei jeder Doppelkralle ist die innere Kralle die stärkere und längere, die häufig an ihrer Umbiegungsstelle noch einen (nach Thulins Angabe sogar zwei) kleinen Zahn trägt (Fig. 5, 6), die übrigens schon Greeff gesehen hat. Die Nebenkralle ist stets fest mit der ihr zugehörigen Hauptkralle verbunden.

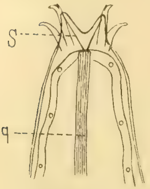


Fig. 5.

Schematische Vorderansicht einer Extremität (Sehnenverlauf).

Die Krallen waren neben der Zahl der Extremitäten der Anlaß, die Tardigraden zu den Arthropoden zu rechnen. Ihr Bau, vor allem ihr Bewegungsapparat ist aber ein ganz anderer. Bei den Makrobioten erstreckt sich die Chitinhülle in Form zweier Zipfel bis zur Umbiegungsstelle der Hauptkrallen (Fig. 5, 6). Bei den Echinisciden ist dies zum Teil noch stärker ausgebildet und wird schwimmhautähnlich. An der Umbiegungsstelle jeder Hauptkralle sitzt bei *M. Hufelandii* eine haarfeine Sehne (Fig. 5, 6 *S*) an, die innerhalb des chitinigen Zipfels zu dem Muskel *b* hinzieht. Diese Sehnen hat vermutlich schon Schrank (1804) bei *Arctiscon* gesehen; er beschreibt, daß an jedem Fuß zwei Krallen sich befinden »jede durch einen eigenen, durchscheinenden Muskel beweglich«. Durch die Kontraktion des Muskels *b* kann jedes Doppelkrallenpaar eingezogen werden, wie die Kralle einer Katzenpfote: der Muskelzug wird an die Krallenspitze durch die Sehnen übertragen und die Kralle um ihr proximales Ende als Angelpunkt gedreht. Das Doppelkrallenpaar ist, da die beiden Sehnen an demselben Muskel *b* inserieren, nur als ganzes beweglich, und zwar werden die beiden Krallen beim Einziehen nebeneinander gelegt, beim Strecken auseinander gespreizt. Um die Kralle wieder zu strecken, ist kein Muskel da; es kann gar kein entsprechender Muskel ansitzen, weil der Drehpunkt der Kralle ganz an ihrem hinteren Ende liegt (Fig. 6), so daß kein Hebelarm für einen Streckmuskel vorhanden ist. Die Streckung der Kralle muß demnach durch die Elastizität des die Sehne umhüllenden Chitins bewirkt werden. Aktiv kann somit nur das Einziehen der Kralle erfolgen, nicht das Strecken derselben; ein Aufstemmen der Kralle auf eine Unterlage ist ganz unmöglich wie Heinis es darstellt, denn selbst wenn der Muskel *b* gestreckt, der Muskel *c*

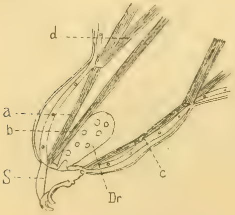


Fig. 6.

Seitenansicht der Extremität (Muskulatur, Sehnenverlauf).

aber kontrahiert ist, dadurch die hintere Seite des Beines verkürzt und damit zugleich den Drehpunkt der Kralle dem Körper nähert, diese selbst also vom Körper wegrichtet, so vermag trotzdem die so gestreckte Kralle sich nicht einzustemmen, weil die sie mit dem Muskel *b* verbindende Sehne stets dem Gegendruck der Unterlage nachgibt.

Daß bei im ganzen vier Krallen (zwei Doppelkrallen) nur zwei Sehnen vorhanden sind, und jede Doppelkralle nur als Ganzes beweglich ist, stimmt damit überein, daß Jugendformen, so weit solche bisher zur Beobachtung kamen, nur zweikrallige Extremitäten haben. Es wäre nun von Wichtigkeit für die Homologisierung der Krallen der Makrobioten mit denen der Echiniscen Jugendformen von *Batillipes*, der erwachsen 5, oder von *Echiniscoides*, der 5—9 Krallen an jeder Extremität hat und deren Anatomie kennen zu lernen.

Eine Arthropodenkralle hat dagegen eine ganz andere Bewegungsweise (Fig. 7 *a*, *b*). Hier ist die Kralle mit Gelenkhaut und Gelenkflächen am letzten Tarsalglied eingelenkt. Nach der Untersuchung von de Meyere sitzt stets ein Muskel an der Unterseite der Kralle an (Fig. 7), was ein aktives Einschlagen derselben ermöglicht, während das Strecken der Kralle entweder, so bei den Insekten (Fig. 7 *a*), allein durch die Elastizität der dorsalen Gelenkhaut oder wie bei den Arachnoiden (Fig. 7 *b*) durch einen dorsal befestigten Streckmuskel bewirkt wird. Der Unterschied gegenüber der Tardigradenkralle ist klar. — Ist somit die Tardigradenkralle so verschieden von der Arthropodenkralle, daß sie sicher nicht für den Arthropodencharakter der Tiergruppe spricht, so scheint mir andrerseits doch auch die von Richters versuchte Parallelisierung mit einem Annelidenparapodium gerade auch im Hinblick auf Formen wie *Batillipes* und *Echiniscoides* als aussichtslos, solange sie sich nur auf die in allen Tiergruppen höchst variabeln Chitinbildungen, nicht aber auf den Grundplan der Extremität stützen kann.

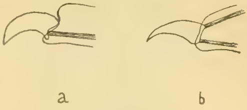


Fig. 7

Schema von Arthropodenkrallen (im Anschluß an de Meyere) a) von Insekten, b) von Arachnoiden).

Die Verwendung der sechs vorderen Extremitäten ist von der der zwei postanalen verschieden. Diese letzteren sind gegeneinander recht unbeweglich. Sie vermögen, wie dies aus der ganzen Anordnung der Muskulatur hervorgeht (s. Basse), gar keine seitliche Bewegung zu machen, sondern können nur an den Körper herangezogen werden. Die Afterfüße dienen zum Nachschieben des Körpers, wie etwa die

Afterfüße einer Raupe. Die sechs vorderen Extremitäten besorgen dagegen aktiv die Bewegung. Die beiden vorderen Muskeln (Fig. 6 *a*, *b*) bewirken das Aufheben und zugleich damit ein Einstülpen der Extremität samt Kralle. Dann wird durch Muskel *d* das Bein nach vorn gerichtet, welche Wirkung durch Streckung von *c* noch verstärkt wird; bei Erschlaffung der Muskeln *a* und *b* wird das Bein gestreckt und kann nun wieder aufgesetzt werden. Ein bestimmter Gangrhythmus wie bei Arthropoden ist nicht zu beobachten. Meist alternieren die Extremitäten der beiden Seiten in der Bewegung, bis sie wieder plötzlich paarweise vorwärts gesetzt werden. Die Tierchen können verhältnismäßig schnell laufen und legen 1 mm in etwa $^1/_2$ Minute zurück.

Am Ende jeder Extremität ist die Hypodermis taschenförmig zur sogenannten Extremitätendrüse eingestülpt (Fig. 6 *Dr*). Diese Drüse soll, so wird von Plate und Basse angenommen, zur Produktion der Krallen bei der Häutung dienen. Das ist sehr wohl möglich, obwohl eine solche Chitinproduktion bisher nicht nachgewiesen ist, und auch der Zweck den von Basse festgestellten Drüsenporus damit nicht klar wird. Der Porus weist darauf hin, daß hier ein Sekret, das aus der Drüse nicht in Form eines Organs, wie der Kralle, sondern als Sekret schlechthin ausgesondert werden soll. Läßt man Individuem von *M. Hufelandii* tagelang in einem Wassertropfen ohne irgendwelche feste Partikelchen, so beobachtet man häufig, wie ein glasig aussehendes, zähes Sekret sich zwischen den Beinen der Tiere sammelt. Es entsteht eine ganze Sekretkugel, um die herum das Tier unzählige Male hinläuft. Aus der Art, wie es ruckweise die Beine hebt, geht hervor, daß das Sekret nicht ganz fest, sondern gelatineartig ist. Versucht das Tier wieder über den Objektträger zu laufen, so bleibt die Sekretkugel zwischen den Afterbeinen hängen und wird so mitgeschleift. Derartige Zustände findet man unter normal lebenden Makrobioten nicht. Wohl aber kann man an beweglichen wie asphyktischen Tieren die Beobachtung machen, daß sie mit irgendeiner Extremität, vornehmlich einer des postanalen Paares an Beinen, der Uhrschale oder der Pipette festkleben. Diese Schleimdrüsen haben also biologische Bedeutung, indem sie ein Festhaften der Tiere ermöglichen.

Die Geschlechtsorgane.

Seit Plates Untersuchung ist bekannt, daß die Tardigraden getrenntgeschlechtlich sind. Wie vor ihm Doyère und Greeff und nach ihm Lance läßt er die Geschlechtsdrüse — meist lagen zur genauen Untersuchung nur Weibchen vor — dorsal in den Darm einmünden. Basse behauptete: »Der Ovidukt umgeht im Bogen den Ansatzstiel der Rektaldrüse, um von schräg oben, seitlich dicht vor dem After in den Enddarm auszumünden.« Henneke erkannte für *M. macronyx*, daß der Ovidukt tatsächlich nicht seitlich, sondern ventral in den Enddarm einmündet.

Dasselbe ist bei *M. Hufelandii* der Fall (Fig. 8 *Od*); nur insofern findet sich gegenüber *M. macronyx* hier ein Unterschied, als, wie schon Basse beobachtete, der Ovidukt stets auf der rechten Seite liegt, nicht bald rechts, bald links.

Von allen Forschern sind noch »Anhangsdrüsen« beschrieben worden. Plate erwähnt nur eine: die Rektaldrüse, deren Funktion ihm unbekannt ist. Greeff zeichnet wie Doyère dieser Rektaldrüse entsprechend eine Samenblase, die er zum männlichen Geschlechtsorgan der für ihn zwittrigen Tiere rechnet. Lance fand drei Drüsen, eine unpaare, die er für das Ovar erklärte, und ein Paar kleiner, die er ähnlich zeichnet wie Plate Fig. 12 eine von ihnen, ohne sie, ebenso wie Plate, zu beschreiben. Basse erwähnt nur die Rektaldrüse.

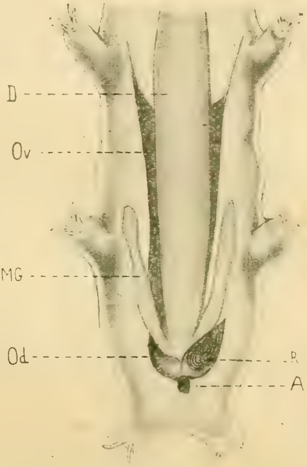


Fig. 8.
Ventralansicht des Hinterendes. Lage des Receptaculum seminis.

Fig. 8 zeigt, daß die Verhältnisse, wenigstens bei *M. Hufelandii*, anders liegen. An der Ventralseite des Enddarmes entspringen hinter den sogenannten Malpighischen Gefäßen zwei Säcke, deren rechter gegen den Rücken hin verläuft und hier zum Ovar (*Ov*) anschwillt, in seinem Anfangsteil also den Ovidukt (*Od*) darstellt. Vollkommen entsprechend findet sich auf der linken Seite ein Sack, der meist auch dorsalwärts gerichtet ist, aber klein bleibt und im allgemeinen spitz zuläuft. In den Monaten, in denen ich die Tiere untersuchte, Dezember bis Februar, fand ich diese Blase bei etwa 70% aller untersuchten weiblichen Tiere mit Gebilden angefüllt, die ihrer Form sowie ihrer Bewegung nach und verglichen mit den mir nur zweimal zu Gesicht gekommenen Spermatozoen bei männlichen Tieren, nur Spermatozoen sein können. Somit haben die Tardigraden doch ein Receptaculum seminis, das bereits von Greeff gesehen, aber falsch gedeutet worden ist. Die Abbildung Greeffs zeigt ferner, daß er die Rektaldrüse überhaupt nicht gesehen hat und seine Zeichnung nach einem Tier angefertigt hat, dessen Receptaculum prall gefüllt war, in welchem Falle es sehr leicht ungefähr die von Greeff gezeichnete Lage einnehmen und hierdurch die wirkliche Rektaldrüse verdecken kann. Danach, daß es sowohl diese Lage einnehmen, als auch einfach neben dem Darm liegen kann, ist anzunehmen, daß es nicht wie das Ovar durch Bänder in seiner Lage festgehalten wird.

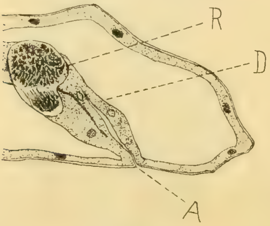


Fig. 9.

Medianschnitt durch das Hinterende. Lage des Afters. Receptaculum angeschnitten.

Die Tatsache, daß Ovidukt und Receptaculum in der Medianlinie, meist eine seichte Längsfurche (Fig. 9) bildend, zusammentreffen, spricht dafür, daß es zwei, der Bilaterie entsprechend, ursprünglich gleichwertige homologe Organe sind. Dadurch, daß keinerlei Verbindung des Receptaculums — etwa an seiner Spitze — mit dem Ovarium nachweisbar ist, wird die Annahme Lances und Basses, daß die Keimdrüse durch Aneinanderlagerung zweier Blasen, deren Mittelwand geschwunden sei, für *M. Hufelandii* nicht wahrscheinlicher. Die von vornherein nahe liegende Annahme, daß es sich trotzdem um eine paarige Anlage handelt, macht auch Henneke. Es ist jetzt anzunehmen, daß die Geschlechtsdrüsen ursprünglich paarig waren, aber einesteils durch die gegebene Körpergröße, anderenteils durch die verhältnismäßig sehr großen Eier in der gleichmäßigen Ausbildung gehindert waren, so daß bei *M. Hufelandii* nicht ein Ausführgang, wie Henneke für *M. macronyx* annahm, sondern im Gegenteil der distale Teil des linken Organs rückgebildet wurde. Diese Befunde und Darstellung entspricht auch ganz der v. Wenckschen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung an *M. lacustris*. v. Wenck beschreibt eine an der Ventralseite des Urdarmes sich herausdifferenzierende Zellgruppe und »hat Grund zu vermuten, daß diese als Urkeimzellen angesprochene Gruppe später die Gonade wirklich liefern wird«. Sie macht die Annahme, daß diese Zellen sich dafür dorsal umlagern müssen, um die dorsal liegende Gonade zu ergeben. Diese ist unnötig nach den Befunden HENNEKES an *M. macronyx* und den vorliegenden an *M. Hufelandii*. Die anatomischen Ergebnisse machen ihrerseits die Richtigkeit der v. WENCKschen Annahme der erwähnten Zellgruppe als Urkeimzellen wahrscheinlicher als die Meinung v. ERLANGERS, der die Gonade als dorsale Mitteldarmausstülpung entstehen läßt.

Das Receptaculum ist sehr dünnwandig (Fig. 10) und setzt sich aus wenigen flachen Zellen zusammen, deren Kerne weit in das Lumen vorspringen, genau wie bei der Wandung des Ovariums; nur der Ausführgang des Receptaculums ist wie der Ovidukt aus höheren Zellen gebildet. Was das Ovar anbetrifft, so sei hier bemerkt, daß die Verteilung von Ei- und Nährzellen m. E. nur gezwungen an die Anordnung bei Insekten von Ei- und Nährzonen anschließen läßt, wie BASSE meint; vielmehr ist ein hieran erinnerndes Verhalten, wie auch HENNEKE für *M. macronyx* annimmt, ebenso bei *M. Hufelandii* ein zufälliges.

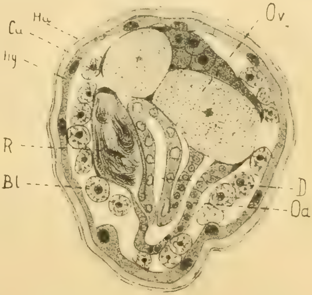


Fig. 10.

Schräger (nicht kombinierter) Schnitt: Receptaculum, Ovar, Oviduct.

Das Vorhandensein eines Receptaculums ist auch in biologischer Hinsicht von Bedeutung. Schon immer ist die große Zahl der Weibchen gegenüber der geringen der Männchen, sogar im Frühjahr, das z. B. bei *M. macronyx* nach v. WENCK die Hauptfortpflanzungszeit ist, aufgefallen. In den Manoten November bis Februar glaube ich für *M. Hufelandii* eine Steigerung der Männchenzahl haben feststellen zu können. Doch kommen schätzungsweise nie weniger als 50 Weibchen auf 1 Männchen. Andrerseits findet man das ganze Jahr über eiertragende Weibchen. Schon diese Tatsachen machen ein Receptaculum seminis notwendig, falls nicht etwa zeitweise eine parthenogenetische Fortpflanzung stattfindet, was bis jetzt aber noch nie beobachtet oder wahrscheinlich gemacht worden ist. Das Receptaculum macht ferner wenigstens für *M. Hufelandii* eine innere Begattung mindestens wahrscheinlich. Leider sind begattungsfähige Männchen so selten, daß es mir nicht gelang festzustellen, ob der von GREEFF angegebene Penis wirklich vorhanden ist, was nach dem Berichteten nicht mehr unwahrscheinlich ist.

Marburg i. H., im Mai 1918.

Literaturverzeichnis.

BASSE, A. Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 80. 1905.

DOYÈRE, M. Mémoire sur les Tardigrades. Ann. Sc. Nat. (2. sér.). Vol. 14. 1840.

v. ERLANGER, R. Beiträge zur Morphologie der Tardigraden. 1. Zur Embryologie eines Tardigraden. Morph. Jahrb. Bd. 22. 1895.

GREEFF, R. Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Bärtierchen. Arch. mikroskop. Anat. Bd. 2. 1866.

HEINIS, F. Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden der Umgegend von Basel. Arch. Hydrobiol. und Planktonkunde. Bd. 5. 1910.

HENNEKE, J. Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 97. 1911.

LANCE, D. Contribution a l'étude anatomique et biologique des Tardigrades. Thèse Paris 1896.

DE MEYERE, J. C. H. Über das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. 14. 1901.

PLATE, L. Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 3. 1889.

RAUTHER, M. Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden. Ergebn. und Fortschr. d. Zoologie. Bd. 1. 1909.

RICHTERS, F. Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Umgebung von Frankfurt a.M. Bericht der Senckenb. Ges. 1902. Tardigradenstudien. Ebenda 1909.

v. SCHRANK, P. Fauna boica. Bd. 3. 1803.

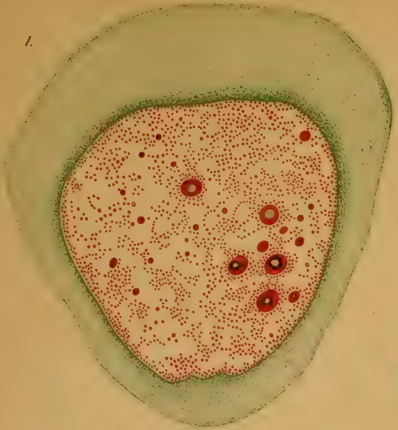
THULIN, G. Beiträge zur Kenntnis der Tardigradenfauna Schwedens. Arkiv för Zoologi, Upsala. Bd. 7. 1911.

v. WENCK, W. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. 37. 1914.

Erklärung der Buchstaben an den Textfiguren.

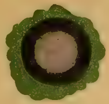
A After, *Bl* Blutzellen, *Br* Brücke, *Cu* Cuticula, *D* Darm, *Dr* Extremitätendrüse, *Hü* Hülle, *Hy* Hypodermis, *M G* Malpighische Gefäße, *Mu* Muskel, *N* Kern, *Nl* Nucleolus, *Od* Ovidukt, *Ov* Ovarium, *Pi* Pigment, *R* Receptaculum seminis, *S* Sehne, *Sd* Speicheldrüse, *Vak* Vakuola.

1.

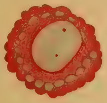


2.

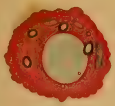
3.



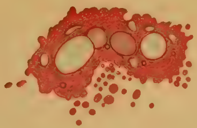
4.



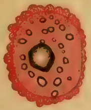
5.



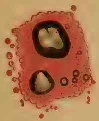
6.



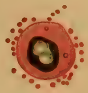
7.



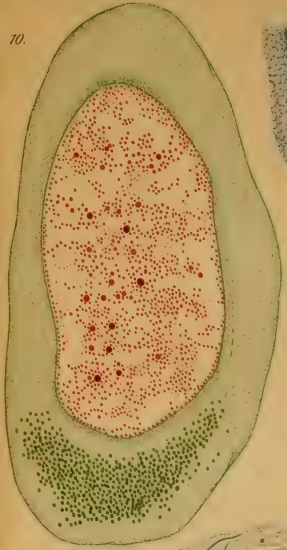
8.



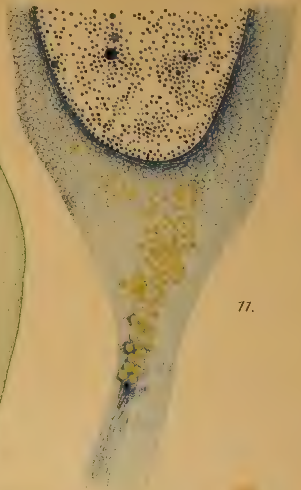
9.



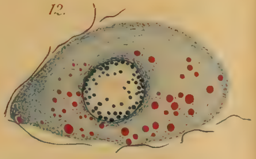
10.



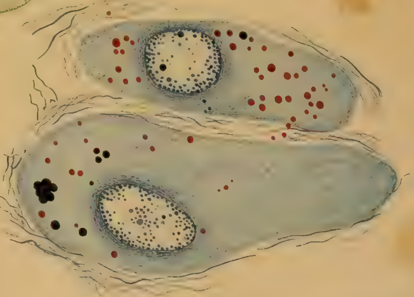
11.



12.



13.

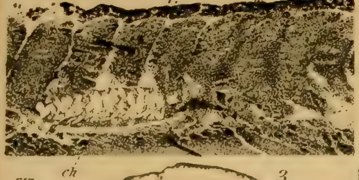


Helene Kunze gez.

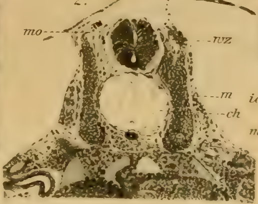
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

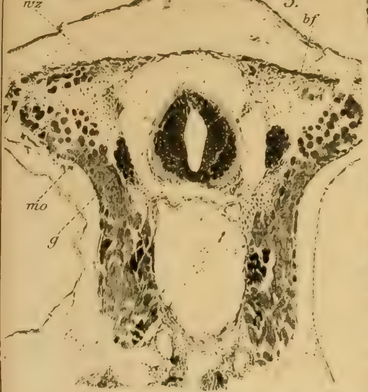
1.



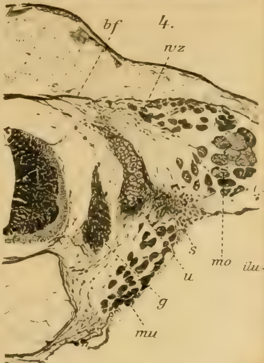
2.



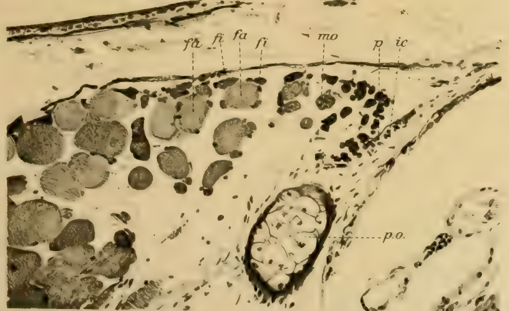
3.



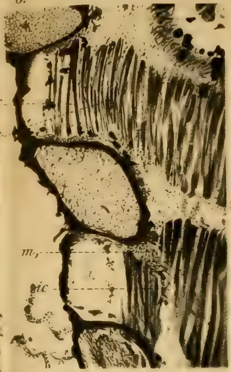
4.


bf
wz
wz
s
mo
u
g
mu

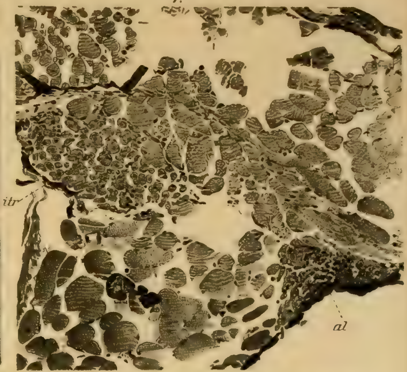
5.


fa
fi
fa
fi
mo
p
ic
p.o.

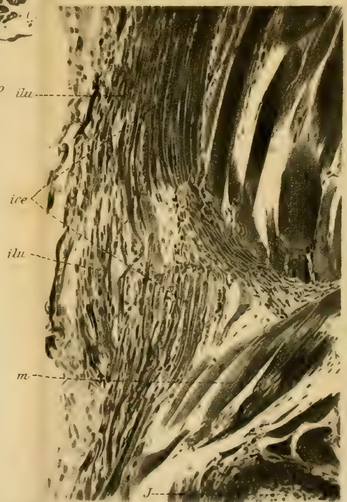
6.



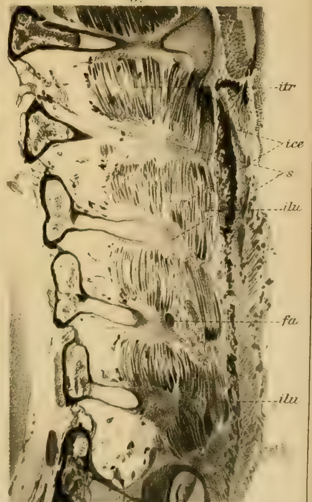
7.



8.


ilu
ice
ilu
m
J

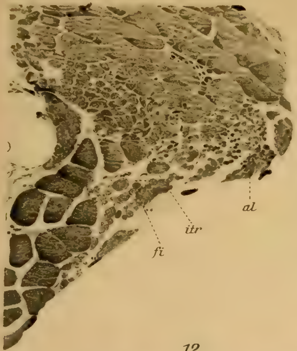
9.


itr
ice
s
ilu
fa
ilu

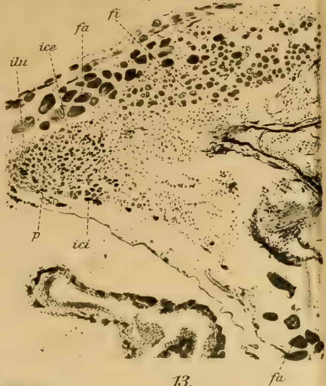
H. Müller phot.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

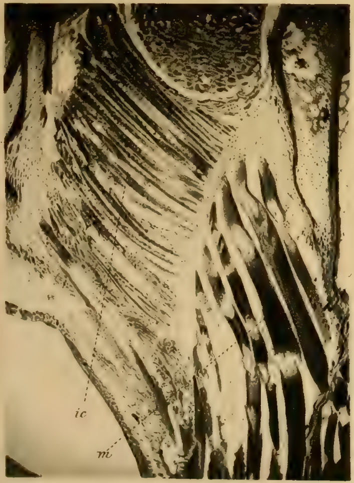
10.



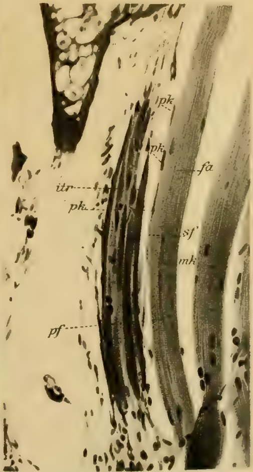
11.


fi
fa
ice
ilu
p
ici
fa

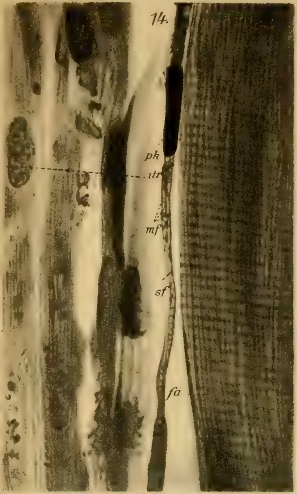
12.

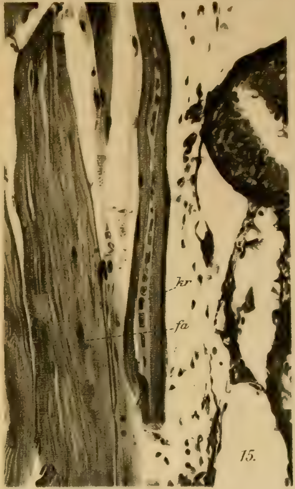


13.


pk
pk
fa
itr
pk
sf
mk
pf

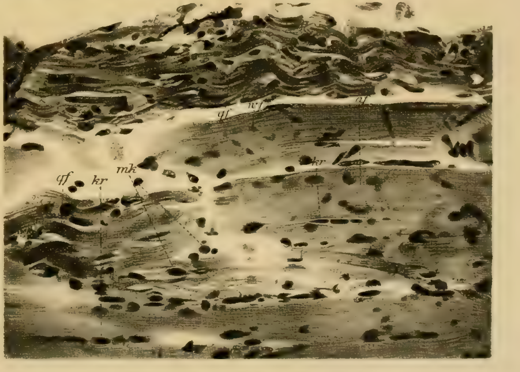
14.


pk
itr
mf
sf
fa

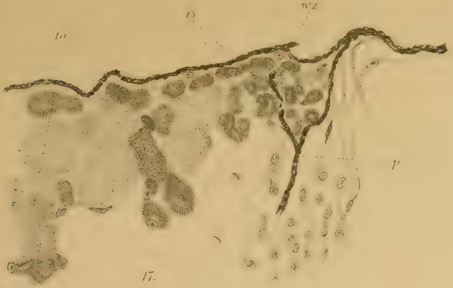


15.

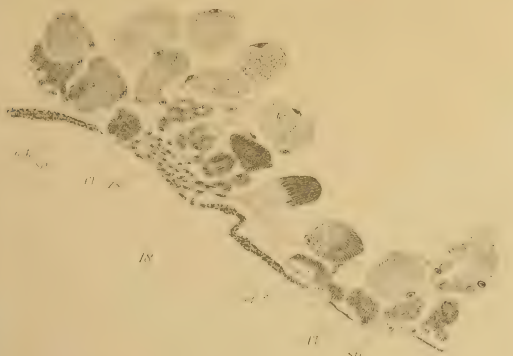
16.


qf
wf
af
kr
qf
kr
mk

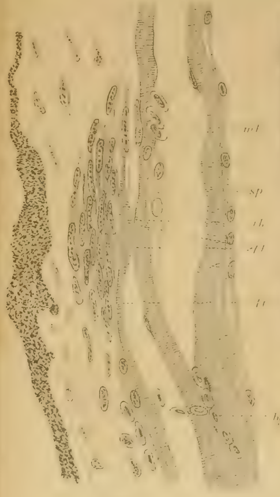
Verlag v Wilhelm Engelmann [illegible]



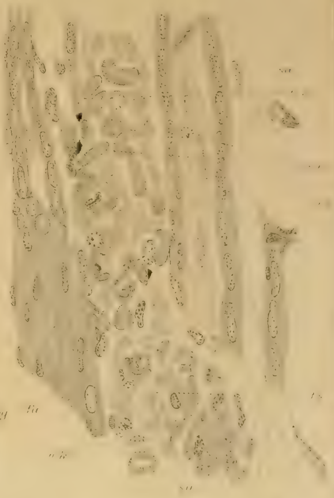
17.


cl
sp
cl
zs
sp

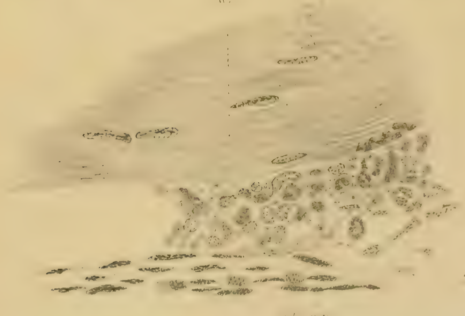
18.


wl
sp
cl
cll
ta
hy

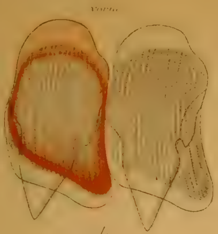
19.



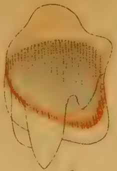
20.



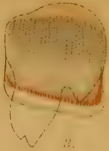
21



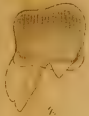
1.



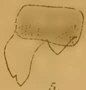
2.



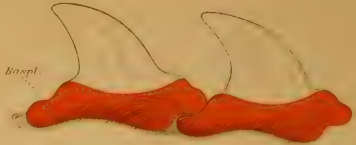
3.



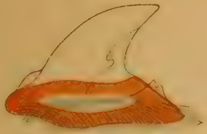
4.



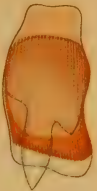
5.



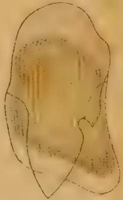
6.



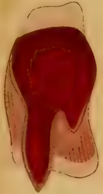
7.



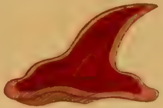
8.



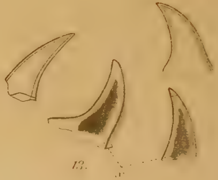
9.



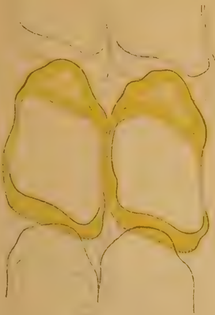
11.



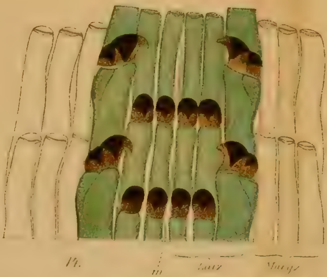
12.



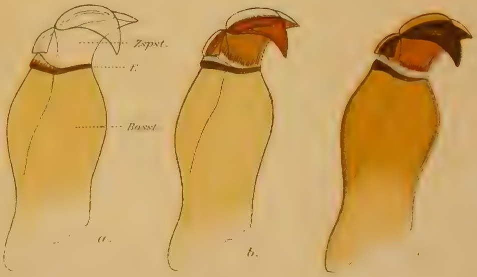
13.



10.


m
Latz
Margz

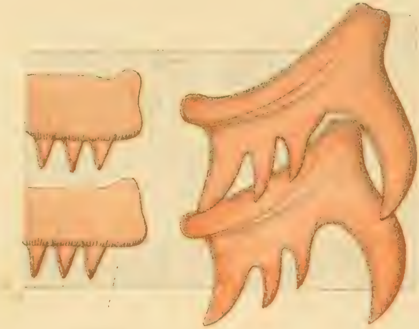
14.


Zspst.
t.
Basst.

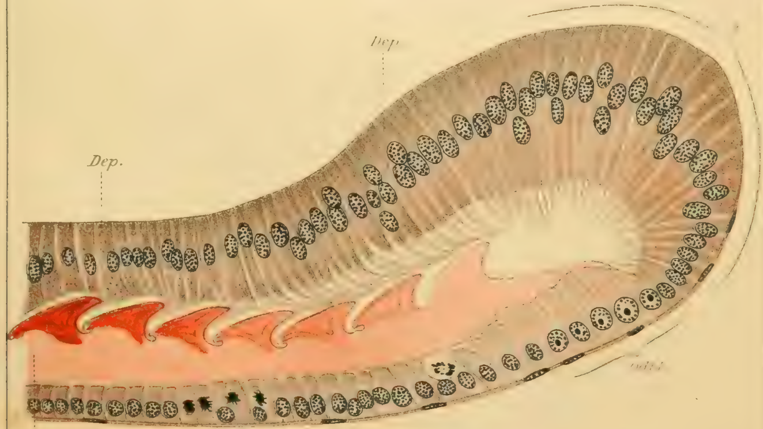
a. b.

15.

Verlag v. Wilhelm Engelmann.



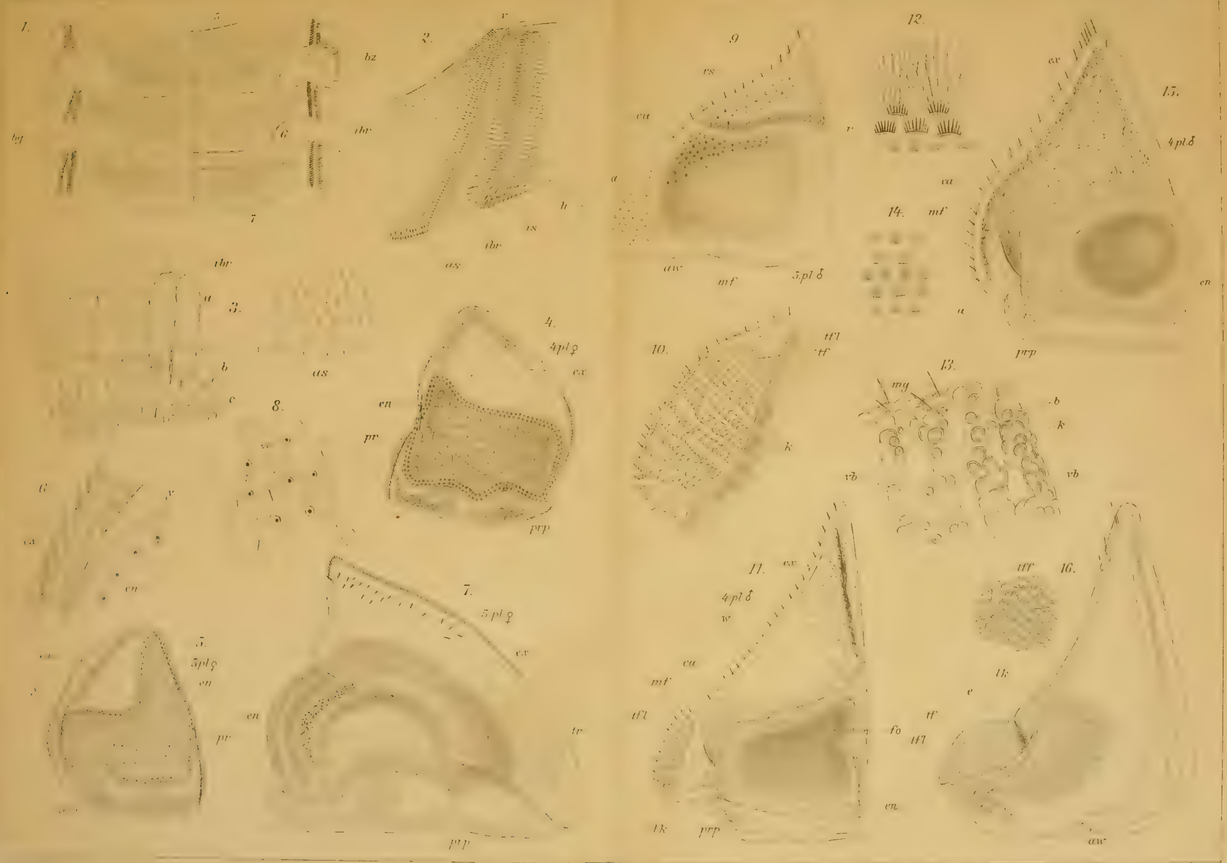
16.


Dep
Dep.
cutic.
Basmemb.
Basep

17.

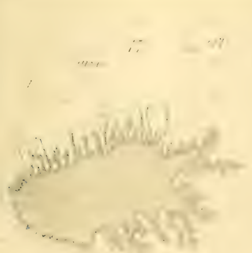
Wilhelm Engelmann

Tafel VII.

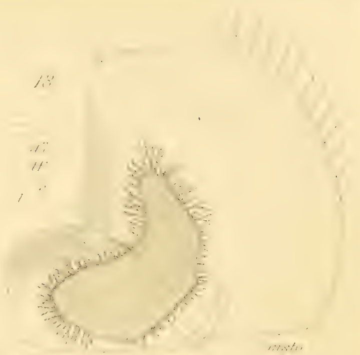

1.
bg
5
6
bz
tbr
7
2.
v
h
is
tbr
as
9
rs
cu
a
aw
mf
5.pl ♂
12.
r
cu
14.
mf
a
ex
15.
4.pl ♂
en
prp
tbr
a
3.
b
c
as
4.
4pl ♀
ex
en
pr
prp
8.
6
v
cu
en
10.
tfl
tf
k
13.
mg
b
k
vb
vb
7.
5.pl ♀
ex
5.
5pl ♀
en
pr
en
tr
prp
11.
ex
4pl ♂
w
cu
mf
tfl
lk
prp
en
fo
tf
tfl
tff
16.
lk
e
aw

Wilhelm Engelmann

17.

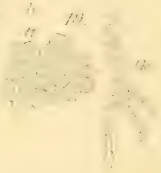


18.

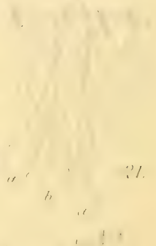


20.

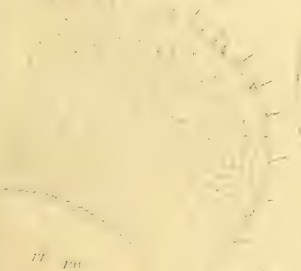
19.



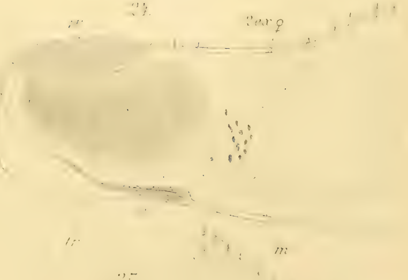
21.



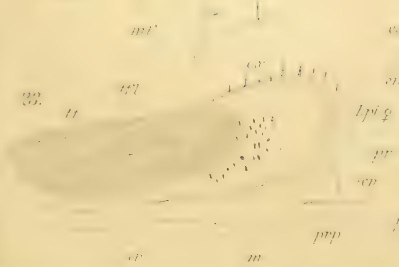
22.



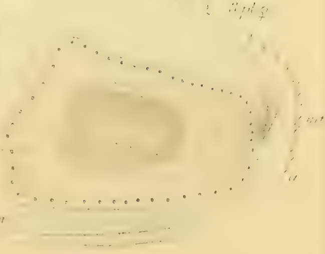
24.



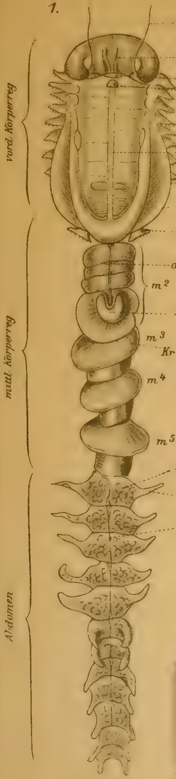
23.


rt
ru
mt
cr
tt
cn
1 pl ♀
pr
cn
prp
m

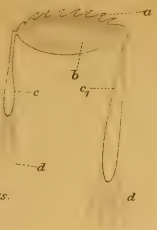
25.


co
3 pl ♀
nt
a
ms

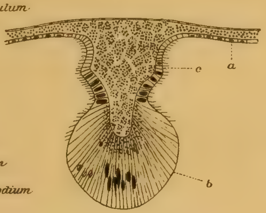
1.

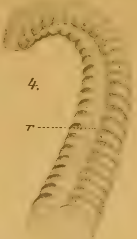

Ant.
Perist. Tr
l
t
v4
r
Flügelforts.
m1
v.P.
d.L.W.
m2
Tuberculum
m3
Kr
m4
m5
Ovarien
Notopodium
f
vord. Körperg.
mittl. Körperg.
Abdomen

2.

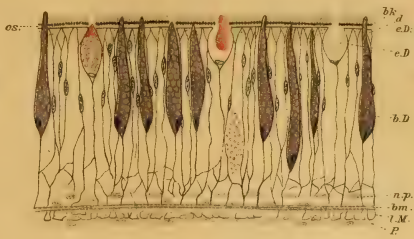


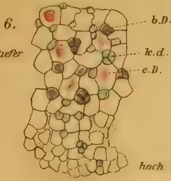
3.

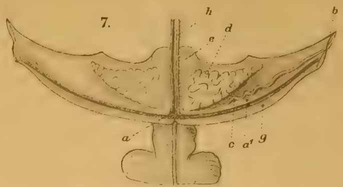




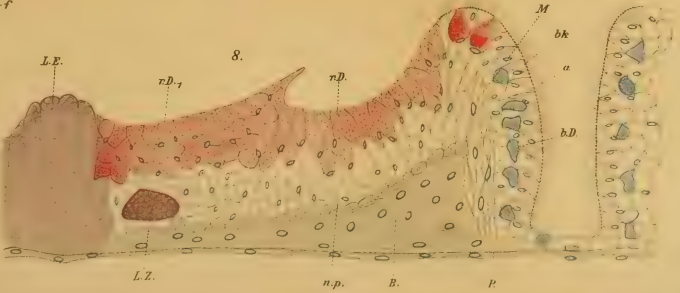
5.


os.
bk
d
e.D.
e.D
b.D
n.p.
bm.
l.M.
P.

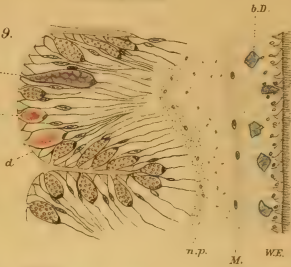

6.
b.D.
tiefer
k.d.
e.D.
hoch


7.
h
b
e
d
a
c
a1
g

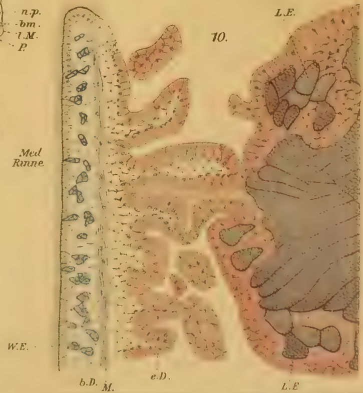
8.


M
bk
a
L.E.
r.D.1
r.D.
b.D.
L.Z.
n.p.
B.
P.

9.


b.D.
b.D
e.D.
d
n.p.
M.
W.E.

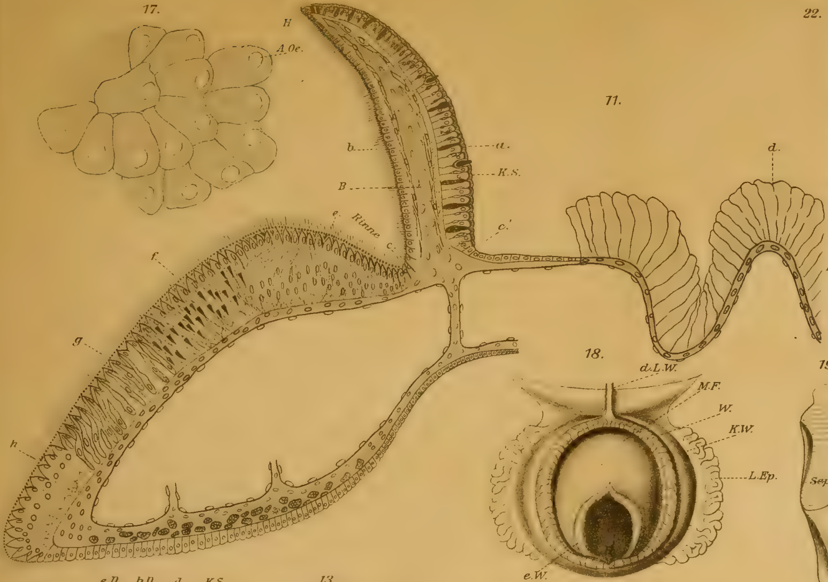
10.


L.E.
Med. Rinne
W.E.
b.D.
M.
e.D.
L.E.

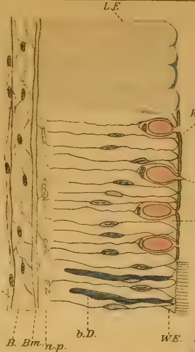
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

17.

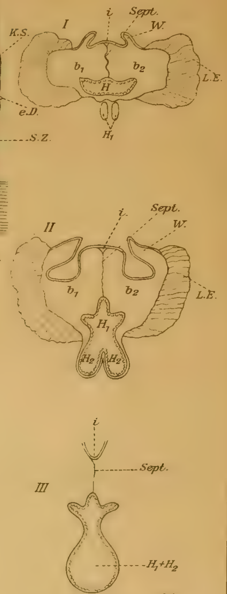
11.


H
a.
b.
K.S.
B
c.'
c.
e.
Rinne
d.
f.
g.
h.

22.


L.E.
K.S.
e.D.
S.Z.
P.
B.
Bm.
n.p.
b.D.
W.E.

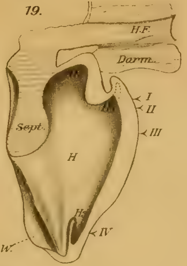
20.


I
i
Sept.
W.
b1
b2
H
L.E.
e.D.
H1
II
i.
Sept.
W.
b1
b2
L.E.
H1
H2
H2
i
Sept.
III
H1+H2

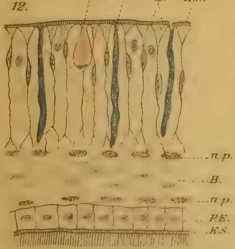
18.

d.L.W.
M.F.
W.
K.W.
L.Ep.
e.W.

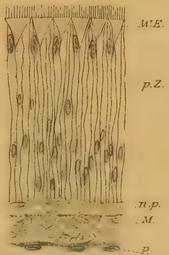
19.


H.F.
Darm.
I
II
III
Sept.
H
H2
IV
W.

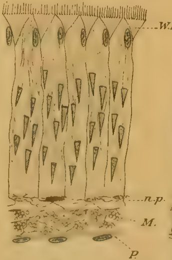
12.


e.D.
b.D.
d.
K.S.
n.p.
B.
n.p.
P.E.
K.S.

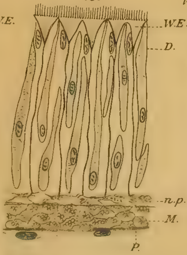
13.



14.

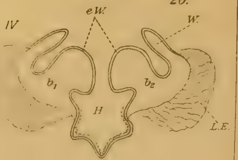


15.



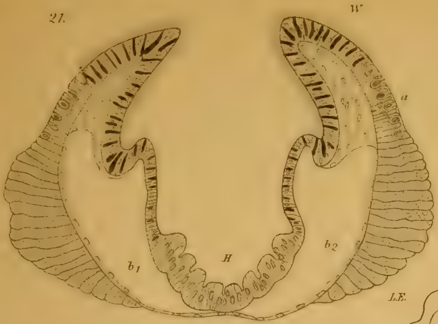
16.

20.

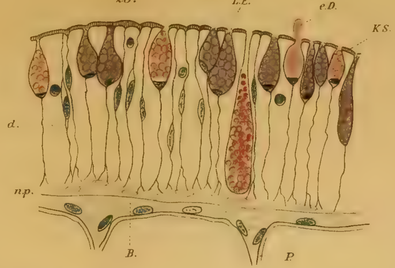

e.W.
W.
IV
b1
b2
H
L.E.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

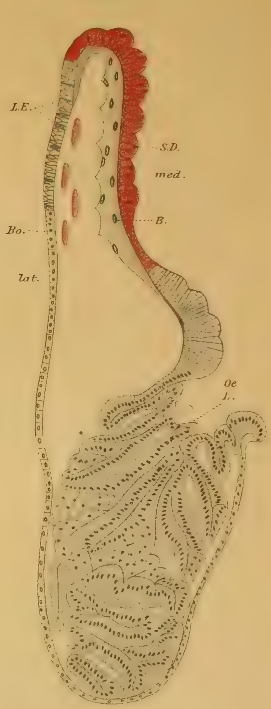
21.



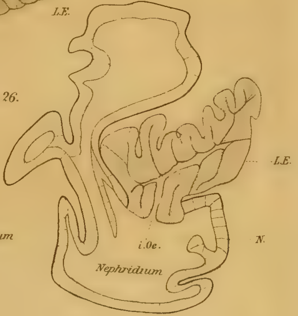
23.


L.E.
e.D.
K.S.
d.
n.p.
B.
P.

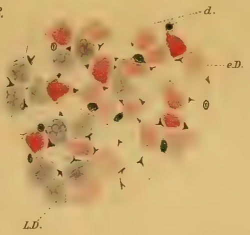
25.


L.E.
S.D.
med.
B.
Bo.
lat.
Oe
L.

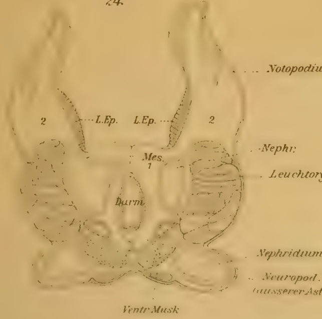
26.


L.E.
i.Oe.
N.
Nephridium

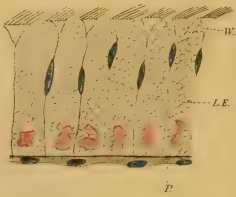
28.



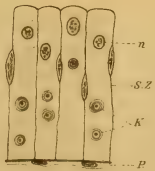
24.


Notopodium
2
L.Ep.
L.Ep.
2
Mes.
1
Nephr.
Leuchtorg
Darm
Nephridium
Neuropod.
(äusserer Ast)
Ventr. Musk.

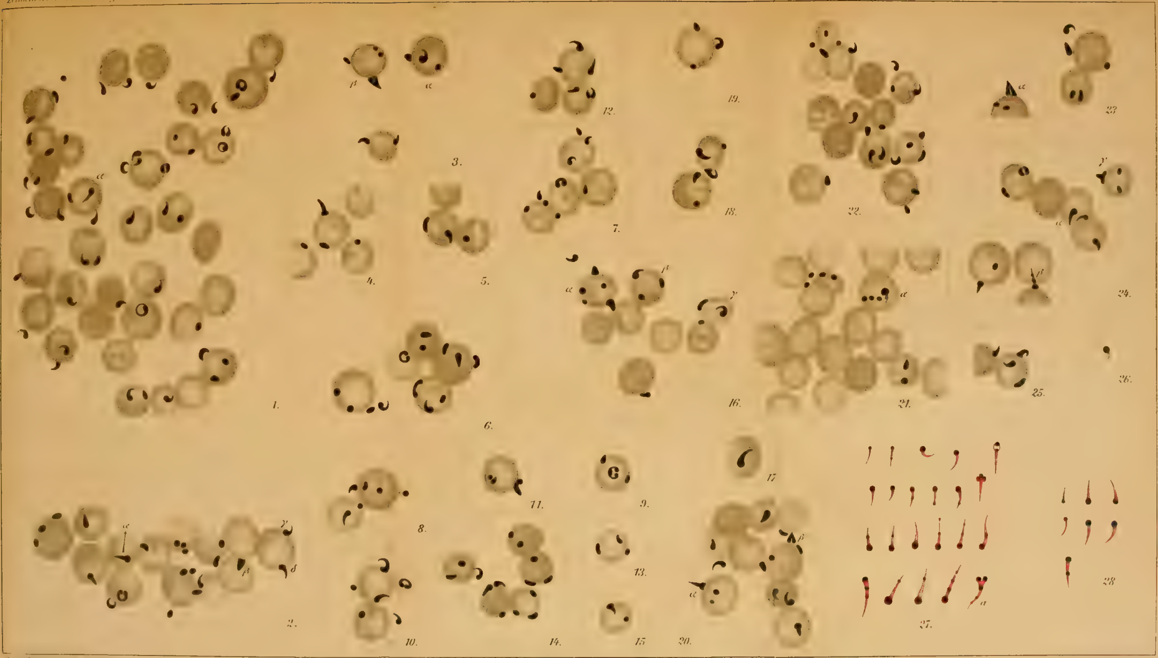
27.



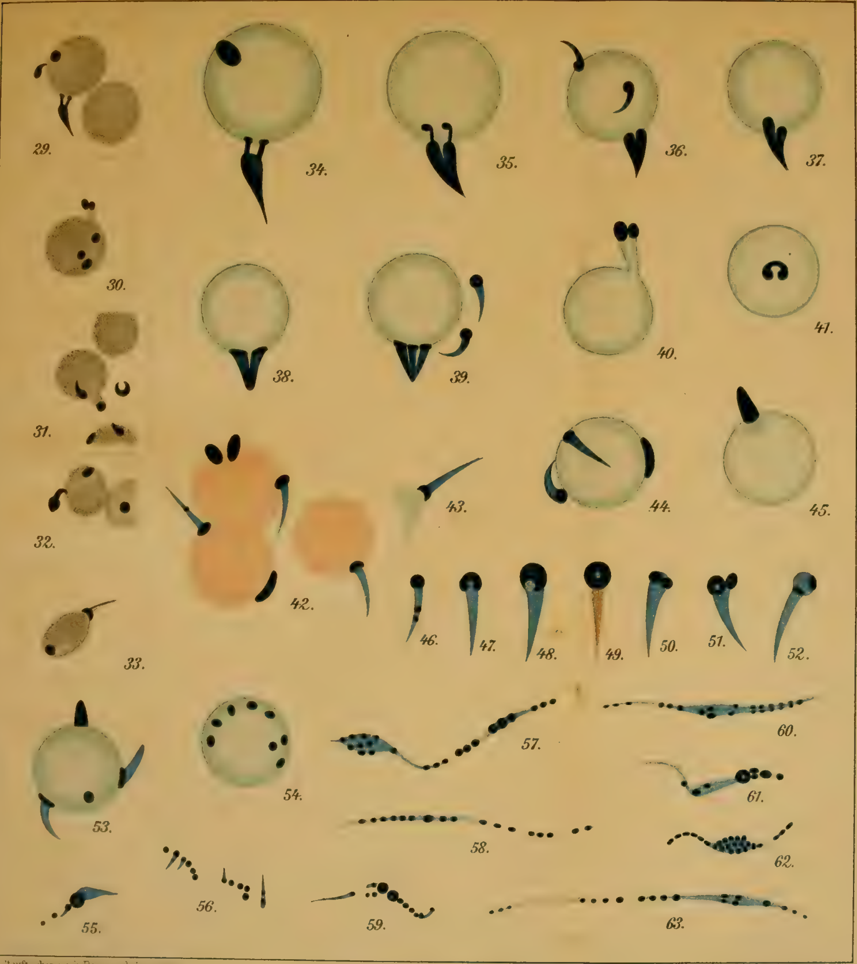
29.



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig


1.
α
γ
β
α
3.
4.
5.
6.
12.
7.
19.
18.
22.
23.
α
γ
α
α
β
γ
16.
α
21.
24.
β
25.
26.
17
11.
9.
8.
13.
2.
α
γ
β
δ
10.
14.
15
20.
β
α
27.
α
28

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig


29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
55.
56.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.

Stauffacher n. d. Präpar. photogr. u. gez.
Verlag v **Wilhelm Engelmann** in Leipzig
Lith.Anst.v.E.A.Funke Leipzig

MBL WHOI Library - Serials

5 WHSE 01863